Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane

von

J. Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Mit 7 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Juli 1902.)

Überaus mannigfaltig sind die Beziehungen, welche zwischen der continuierlich auf die Pflanzen einwirkenden Schwerkraft und den Lebensprocessen der Gewächse bestehen. Aber selbst, wenn man diese Beziehungen, wie es hier geschieht, ganz einseitig betrachtet, indem man bloß die Richtungsverhältnisse der Pflanze ins Auge fasst, so ergibt sich eine weitaus größere Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist.

Denn in der Regel beschränkt man sich, indem man die Einflussnahme der Schwerkraft auf die lebende Pflanze studiert, auf die Erscheinung des Geotropismus, und auch da geht man fast gar nicht über den Geotropismus der Wurzeln und Stengel hinaus. Die betreffenden Forschungen werden durch den Umstand, dass man aus Gründen bequemeren Experimentierens fast nur mit Keimlingen operiert, noch eintöniger.

Ich verkenne gar nicht die große physiologische Bedeutung des Stengel- und Wurzelgeotropismus und verstehe sehr wohl, wie viele ungelöste Räthsel die geotropischen Verhälnisse der Keimlinge noch immer dem Forscher darbieten, wodurch ein großer Anreiz zu Specialuntersuchungen geboten wird. Allein ich hege die Ansicht, dass der Kreis der Erfahrungsthatsachen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dieses Gebietes weiter gezogen werden müsse, wenn wir tiefer in das Wesen und die Bedeutung der Wirkung der Schwerkraft auf die lebende Pflanze eindringen wollen.

Wie fruchtbar neue Beobachtungen und aus diesen hervorgehende Gedankengänge sich auch in unserer Frage gestalten, möge der Thatsache entnommen werden, dass unsere geotropischen Studien durch die Übertragung der Statolithen- (Oolithen-) Lehre der Zoologen auf botanisches Gebiet große Anregung erfahren haben.

Ich habe schon vor Jahren dem Geotropismus der Blüten und Blütentheile meine Aufmerksamkeit zugewendet und vor kurzem veröffentlichte ich Studien, in welchen der Geotropismus der Blütenstandträger erörtert wurde, bei welcher Gelegenheit dem Schwerkraftsproblem vom biologischen Standpunkte aus näher getreten wurde.[1]

In den vorliegenden, auf jahrelange, aber leider vielfach unterbrochene Beobachtungen fußenden Studien bringe ich weitere Beiträge zur Kenntnis der Beziehungen zwischen der Schwerkraft und den Richtungsverhältnissen der Pflanzen. Zunächst zwei Abschnitte über Lastkrümmungen an Pflanzenorganen, von denen der erste den todten, der zweite den vitalen Lastkrümmungen gewidmet ist. Ein drittes Capitel enthält eine Fortsetzung meiner Studien über den Geotropismus der Blüten und Blütentheile. Im letzten Capitel wird der Versuch unternommen, die Richtungen der Seitensprosse, zumal der Bäume, auf ihre wahre Ursache zurückzuführen.

Erster Abschnitt.

Todte Lastkrümmungen der Pflanzenorgane.

Durch Belastung hervorgerufene Krümmungen oder Biegungen von Pflanzenorganen kommen außerordentlich häufig vor, zumal an langgestreckten Pflanzentheilen, welche am freien Ende belastet sind.

---

[1] Biologisches Centralblatt 1901.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Es muss aber nach meiner Auffassung strenge zwischen todten und vitalen Lastkrümmungen unterschieden werden. Unter todten Lastkrümmungen verstehe ich diejenigen, gegen welche das gekrümmte Organ nicht zu reagieren vermag; der Pflanzentheil bleibt, rein entsprechend der mechanischen Wirkung, welche die Last ausübt, gekrümmt, der gekrümmte Pflanzentheil verhält sich wie ein todtes Gebilde. Unter vitalen Lastkrümmungen sind hingegen diejenigen zu verstehen, bei welchen das gekrümmte Organ sich nicht wie eine todte Masse verhält, sondern in einer bestimmten Weise, durch eine Gegenkrümmung oder in anderer Art auf die rein mechanisch zustande gekommene Biegung antwortet.

Todte Lastkrümmungen treten an Organen auf, welche entweder nicht mehr in die Länge wachsen oder ihr Längenwachsthum nahezu eingestellt haben. Als Beispiele nenne ich die gereiften Blütenkätzchen der Amentaceen und Cupuliferen, an Stielen hängende Früchte (z. B. die Kirsche), vor allem aber den Stamm und die Äste der Bäume.

Die Blütenknospen der Kirsche *(Prunus avium)* stehen anfangs an geraden Stielen, welche sich später negativ geotropisch krümmen, was namentlich an den horizontal stehenden Blütenknospen deutlich zu sehen ist. Wenn die Blüte sich öffnet, gesellt sich zu der geotropischen Krümmung am vorderen Ende eine schwache, nach abwärts gehende Lastkrümmung. Der Blütenstiel ist dann nahezu schon ausgewachsen. Nach den in Beobachtung genommenen Blüten hatten die Stiele in diesem Entwickelungsstadium eine Länge von circa 40 *mm* angenommen. Nach der Befruchtung wachsen die Blütenstiele nur mehr um wenige Millimeter. Die Lastkrümmung wird deutlich und die geotropische Krümmung wird gänzlich ausgelöscht. Alsbald hängt die reifende Frucht passiv nach abwärts, ohne ihre Lage weiter zu verändern.

Höchst mannigfaltig sind die Lastkrümmungen, welche die Zweige und Äste der Bäume darbieten, nachdem sie ihr Längenwachsthum abgeschlossen haben. Die Richtung der Zweige hängt von mannigfaltigen Verhältnissen ab, vor allem von der Wuchsform der noch im Längenwachsthum befindlichen Triebe, worüber in einem späteren Abschnitt abgehandelt werden wird.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nach Beendigung des Längenwachsthums werden andere Momente maßgebend, von welchen hier nur auf diejenigen hingewiesen werden soll, welche auf todten Lastkrümmungen beruhen.[1]

Die Lastkrümmungen des Hauptstammes beruhen in der Regel auf Phototrophie: Der Stamm neigt nach der Seite der stärkeren Beleuchtung, an welcher die relativ größere Masse der Laubkrone sich gebildet hat.[2] Was die Lastkrümmung der Äste anlangt, so zeigt sich eine große Mannigfaltigkeit, welche von dem Verhältnis der Dicke zur Länge des Holzkörpers, von den mechanischen Eigenschaften des letzteren, endlich von dem Gewichte abhängt, welches der Ast an Zweigen und Laub zu tragen hat.

Ich führe nur die wichtigsten Typen an: 1. Die Äste steigen steil aufrecht, ohne eine stärkere Lastkrümmung zu zeigen *(Populus pyramidalis)*. 2. Die Äste haben die Tendenz, horizontal zu wachsen, die vermehrte Zweigmasse an dem vorderen Zweigende biegt sie dort nach abwärts *(Ulmus)*. 3. Der Ast steigt mehr oder weniger steil aufwärts und senkt sich infolge der Lastkrümmung an seinem jüngeren Ende mehr minder steil nach abwärts (Birke). 4. Der Ast strebt anfangs aufwärts; stark in die Länge wachsend wird er durch die am Astende befindlichen Zweige nach abwärts gebogen, diese aber streben negativ geotropisch nach aufwärts, so dass der Ast von seinem Stamm bis zu seinem freien Ende zuerst aufsteigt, dann sich nach abwärts krümmt und endlich wieder aufsteigt. Die Krümmung ist hier eine S-förmige (Ailanthus).

---

[1] Dass die Wuchsverhältnisse des noch im Längenwachsthum befindlichen Sprosses noch in späteren Jahren sich in der Form der Äste ausprägt, ist z. B. an *Gingko biloba* zu sehen. Der junge Spross zeigt die Erscheinung der unterbrochenen Nutation, nämlich jene Wuchsform, bei welcher jedes Internodium an der Insertionsstelle des Blattes seine Richtung ändert. Diese Zickzackgestalt des jungen Sprosses findet sich auch an älteren, zumal geneigten ausgebildet, und selbst noch an armdicken Ästen wird man ein fortlaufendes Hin- und Herkrümmen bemerken, welches sich auf die im primären Entwickelungsstadium des Sprosses entstandene unterbrochene Nutation zurückführen lässt.

[2] Wiesner, Der Lichtwuchs der Holzgewächse. Centralblatt für das gesammte Forstwesen. Wien 1897.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auf weitere Typen von durch Belastungsverhältnisse hervorgerufenen Astkrümmungen will ich hier nicht weiter eingehen, sondern möchte nur zweierlei betonen: erstlich dass mit der Zunahme der Verzweigung die Lastkrümmung der Äste zunimmt, so dass infolge von Lastkrümmungen die Äste desto mehr gegen den Horizont geneigt sind, je tiefer sie am Hauptstamme stehen, eine weitverbreitete Erscheinung; ferner, dass die Beleuchtungsverhältnisse des Baumes auf die Lastkrümmungen von außerordentlichem Einfluss sind. Steht eine Esche im Waldesschlusse, so streben alle Äste empor, oft 10 *m* hoch und höher: die am Astende befindliche Zweig- und Laubmasse ist zu gering, um die Äste nach abwärts zu biegen. Eine freistehende Esche hat einen ganz anderen Habitus: die oberen Äste gehen in spitzen Winkeln in die Höhe, die tiefer situierten gehen in stumpfen Winkeln vom Hauptstamme ab, liegen sogar häufig horizontal und neigen sich infolge des Gewichtes der reichlich sich entwickelnden Zweige und des von ihnen getragenen Laubes mehr oder minder nach abwärts, an den äußeren Enden sich aber wieder häufig deutlich geotropisch erhebend.

Eingehende Untersuchungen, welche ich über den Grad der Belastung von ausgewachsenen Sprossen durch bestimmte Gewichte angestellt habe, führten zu dem Resultate, dass einem bestimmten Belastungsgewichte nicht etwa ein bestimmter statischer Zustand entspricht, sondern dass sich eine mehr oder minder lang andauernde Nachwirkung der Belastung in der Lage der Sprosse zu erkennen gibt. Man wäre nun leicht geneigt, anzunehmen, dass dieser dynamische Zustand irgendwie mit den Zuständen der lebenden Gewebe im Zusammenhange stehe, allein vergleichende Untersuchungen haben gezeigt, dass dieser dynamische Zustand mit dem Leben nichts zu thun habe, sondern in der molecularen Beschaffenheit der festen Antheile der Gewebe zu suchen ist, indem zahlreiche todte elastische oder ductile Körper qualitativ genau dasselbe Verhalten zeigten, wie die nachfolgend mitgetheilten Versuchsergebnisse lehren werden.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Über das Verhalten fester elastischer und ductiler Körper bei der Biegung eines horizontal liegenden, fixierten, am freien Ende belasteten Körpers habe ich in der Literatur der Mechanik nichts gefunden; ich musste deshalb die betreffenden Grundversuche, soweit dieselben für mein physiologisches Studium erforderlich waren, selbst anstellen.

Meine Versuche bezogen sich zunächst auf Wachs, Blei und Kupfer, sodann auf Holz und spanisches Rohr (Stamm von *Calamus Rotang*). Erst nach Durchführung dieser Versuche gieng ich auf Sprosse lebender Pflanzen über, wobei ich aber, wie schon bemerkt, nur solche Sprosse in Untersuchung nahm, welche ihr Längenwachsthum bereits eingestellt hatten.

Ein aus reinem gebleichten Bienenwachs durch Guss angefertigter, sehr genauer Cylinder von 130 *mm* Länge und 2·5 *mm* Dicke wurde derart befestigt, dass der freie, d. i. unbefestigte Theil genau eine Länge von 160 *mm* hatte. An seinem freien Ende wurde dieser Wachsstab durch ein aufgehängtes Schälchen, welches inclusive der aufgelegten Gewichte 2·6 *g* wog, beschwert. Während vor Auflegung des Gewichtes das fixe und das freie Ende des Wachsstabes in völlig gleicher Höhe lagen, sank das freie Ende nach der Belastung um 16 *mm*. Der Wachsstab erschien dabei schwach (nach unten concav) gekrümmt. Aus wohlbekannten mechanischen Gründen erfolgte die stärkste Abbiegung knapp neben dem Unterstützungspunkt. Die Nachwirkung des Gewichtes, welche sich in einem weiteren Sinken des freien Endes zu erkennen gab, ist aus folgenden Zahlen zu ersehen. Der Versuch erfolgte bei constanter Temperatur von 20·5° C.

Nach	2		Minuten	sank	das	freie	Ende	um	6	*mm*
»	2	weiteren	»	»	»	»	»	»	3	*mm*
»	1	»	Minute	»	»	»	»	»	1	*mm*
»	5	»	Minuten	»	»	»	»	»	3·5	*mm*

also im ganzen nach 10 Minuten um 13·5 *mm*.

Nach	10	weiteren	Minuten	sank	das	freie	Ende	um	3	*mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	2·6	*mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	2·25	*mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	1·8	*mm*

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Nach	10	weiteren	Minuten	sank	das	freie	Ende	um	1·5 *mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	1·25 *mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	1 *mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	0·85 *mm*
»	10	»	»	»	»	»	»	»	0·75 *mm*

Da die Temperatur zu steigen begann, wurde der Versuch abgebrochen. Das Sinken des Stabes ist anfangs relativ stark, wird aber alsbald schwächer. Trägt man in ein Coordinatensystem auf die Abscisse die Zeit, auf die entsprechenden Ordinaten das in bestimmten Zeitintervallen beobachtete Sinken des freien Endes auf, so erhält man eine rasch abfallende nach unten convexe Curve, welche alsbald nahezu zur Abscissenaxe parallel läuft, also gegen die Abscisse asymptotisch wird.

Dieselbe Beobachtung habe ich auch an Blei, ferner an Holz und Rohr gemacht. Ein ganz verschiedenes Verhalten zeigte das Kupfer.

Holz und Rohr verhalten sich bei der durch einseitige Belastung hervorgerufenen Biegung so wie Wachs oder Blei, also wie unter den festen Substanzen die sogenannten »fließenden« Körper, wie die folgenden Zahlen lehren werden.

Es wurden vier cylindrische Stäbe aus Blei, Kupfer, Holz (Fichte) und spanischem Rohr von gleicher Länge und gleicher Dicke (Durchmesser der Stäbe = 1·2 *mm*) horizontal fixiert. Das freie Ende war von dem fixen Ende in jedem Falle um 120 *mm* entfernt. Die Stäbe wurden genau horizontal gestellt und am freien Ende so weit belastet, dass eine deutliche, jedoch nicht zu starke Abwärtskrümmung sich einstellte.

Versuch mit dem Bleistab, Belastung = 1·6 *g*.

Es sank das freie Ende (bei constanter Temperatur 22·5° C.) sofort um 10 *mm*; sodann

	nach	10	Minuten	um	9 *mm*
nach	weiteren	10	»	»	5·6 *mm*
»	»	10	»	»	4·2 *mm*
»	»	10	»	»	3 *mm*
»	»	10	»	»	2·2 *mm*

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nach weiteren 10 Minuten um 1·9 *mm*
» » 10 » » 1·8 *mm*
» » 10 » » 1·6 *mm*

Der Kupferdraht zeigte ein anderes Verhalten als Wachs und Blei; er ertrug eine Belastung von 100 *g*, ohne dass eine Spur von Nachwirkung sich bemerkbar gemacht hatte. Selbst nicht nach fünf Tagen.

Der Fichtenholzstab wurde durch ein Gewicht von 2·55 *g* belastet. Dabei sank das freie Ende um 11 *mm*.

Nach 1 Tage sank das freie Ende um 4 *mm*
» 2 Tagen » » » » » 1·5 *mm*
» 3 » » » » » » 1 *mm*
» 4 » » » » » » 0·5 *mm*
» 5 » » » » » » 0 *mm*

Der Calamusstab wurde durch ein Gewicht von 0·60 *g* belastet. Das freie Ende sank dabei um 15 *mm*.

Nach 1 Tage sank das freie Ende um 3·5 *mm*
» 2 Tagen » » » » » 2 *mm*
» 3 » » » » » » 1·2 *mm*
» 4 » » » » » » 1 *mm*
» 5 » » » » » » 0·5 *mm*
» 6 » » » » » » 0·2 *mm*
» 7 » » » » » » 0 *mm*

Ich führe noch einen anderen mit einem Fichtenstab vorgenommenen Versuch an, welcher lehrt, wie mit der Belastung die Elasticität abnimmt, ein Verhalten, welches auch der Holzkörper des lebenden Sprosses zeigt.

Die Belastung des Stabes erfolgte durch ein Gewicht von 6·5 *g*. Dabei sank das freie Ende sofort um 2·4 *mm*. Nach fünf Minuten sank das freie Ende um 2 *mm*, nach 20 Minuten um 1·5 *mm*, nach einer Stunde um 2·5 *mm*. Im ganzen war das freie Ende um 30 *mm* gesunken. Bei der Entlastung stieg das freie Ende des Holzes aber nicht mehr diese 30 *mm* empor, sondern bloß 21 *mm*. Hierauf wieder mit 6·5 *g* belastet, sank es nach 24 Stunden, vom letzten Belastungsstande an

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gemessen, um 5 *mm*. Bei der hierauf folgenden Entlastung stieg das freie Ende des Stabes nicht mehr auf 21 *mm*, sondern bloß auf 17 *mm*. Auch dieses Verhalten ist auf den »fließenden« Zustand der festen Substanz des Holzkörpers zurückzuführen.

Ein zweijähriger Spross einer eingetopften Ulme, 40 *cm* lang und im Mittel 3·5 *mm* dick, wurde horizontal gelegt und nachdem das basale Ende fixiert wurde, in einer Strecke von 5 *cm* von der Sprosspitze entfernt, mit einem Gewichte belastet, welches inclusive des 5 *cm* langen Sprossendes 12·5 *g* betrug. Der Punkt des Zweiges, an welchem das Gewicht aufgehängt wurde, sank hiebei um 48 *mm*.

Dieser Punkt sank bei continuierlicher Belastung

nach	1	Tage	um 8	*mm*
»	2	Tagen	» 3·2	*mm*
»	3	»	» 2·0	*mm*
»	4	»	» 1·8	*mm*
»	5	»	» 1·2	*mm*

Nunmehr entlastet, stieg der belastete Punkt nicht um 64·2 *mm*, sondern bloß um 48 *mm*.

Ein dreijähriger horizontal am Baume stehender Ast einer Linde, 61 *cm* lang, wurde 10 *cm* von seiner Spitze entfernt so belastet, dass das aufgehängte Gewicht inclusive des Gewichtes des 10 *cm* langen Zweigendes 45 *g* betrug. Der Punkt, auf welchem das Gewicht aufgelegt wurde, sank hiebei sofort um 70 *mm*, eine Viertelstunde später noch um 11 *mm*.

Dieser Punkt sank bei continuierlicher Belastung

nach	1	Tage	um 24	*mm*
»	2	Tagen	» 10	*mm*
»	3	»	» 4	*mm*
»	4	»	» 2·5	*mm*
»	5	»	» 2	*mm*
»	6	»	» 1·2	*mm*
»	7	»	» 0	*mm*

Auch an diesem Sprosse zeigte sich die Abnahme der Elasticität bei dem Weiterwirken des Aufhängegewichtes, wie folgende Zahlen lehren. Nach zwei Tagen, als der belastete

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Punkt um 104 *mm* gesunken war, hob sich derselbe nicht mehr um diesen Betrag empor, sondern bloß mehr um 59 *mm*. Nach drei Tagen, als der belastete Punkt im ganzen um 110·5 *mm* gesunken war, hob sich derselbe bloß um 63 *mm*, und am Ende des Versuches, als der belastete Punkt im ganzen um 113·7 *mm* gesunken war, hob sich derselbe bloß um 56 *mm*.

Man erkennt auch hier, wie die constante Belastung der Äste die Elasticität vermindert, und versteht nun wohl, wie mit fortschreitender Astentwickelung und steigender Belastung der Äste an ihren freien Enden dieselben ihre Lage gegen den Horizont passiv ändern und aus schräger nach oben gerichteten Lage nach und nach in die horizontale Lage gelangen und auch noch tiefer hinabgedrückt werden können. Ebenso wird die durch die Belastung hervorgerufene, oben (S. 4) geschilderte Formveränderung der Äste durch die vorgebrachten Daten verständlich.

Es würde zu weit führen, wenn ich meine mit Ästen von Holzgewächsen vorgenommenen Belastungsversuche hier in extenso mittheilen würde; es wird genügen, wenn ich sage, dass alle von mir durchgeführten diesbezüglichen Versuche im ganzen dasselbe Resultat geliefert haben.

Es scheinen auch andere Pflanzentheile bei einseitiger Belastung sich analog so wie die Äste der Bäume zu verhalten. Ich führe eine Versuchsreihe an, welche ich mit dem Schafte von *Cyperus alternifolius* durchführte.

Ein anderthalb Meter langer Schaft wurde so fixiert, dass das mit Blättern und Blütenständen besetzte Ende in eine Strecke von 20 *cm* frei zu liegen kam und in angenähert horizontaler Lage sich befand. Die mittlere Dicke dieses 20 *cm* langen Schaftstückes betrug 5 *mm*. Das Gewicht, mit welchem das Schaftstück belastet war, betrug inclusive der am Ende stehenden Blätter und Blüten circa 30 *g*.

Nach Anbringung des Gewichtes war der belastete Punkt um 25 *mm* gesunken. Bei continuierlicher Belastung sank der belastete Punkt

nach 1 Tage um 12 *mm*
» 2 Tagen » 5 *mm*

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nach 3 Tagen um 3 *mm*
» 4 » » 2 *mm*
» 5 » » 0 *mm*

Nach Schluss des Versuches erhob sich der belastete Punkt nicht um 47, sondern bloß um 28 *mm*.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lauten:

1. Holz und Rohr *(Calamus)* verhalten sich bei einseitiger Belastung so wie jene festen Körper, die man als »fließende« bezeichnet. Die Biegung des Körpers setzt sich nämlich bei gleichbleibender Belastung in gesetzmäßiger Weise bis zu einer bestimmten Grenze fort. Genau so verhalten sich auch lebende Zweige, Äste und Stämme und auch andere ausgewachsene Pflanzentheile.

2. Die durch die einseitige Belastung hervorgerufene dauernde Formänderung der Verzweigung ist darin begründet, dass mit continuierlicher Belastung die Elasticität der Sprossaxe sich vermindert.

Zweiter Abschnitt.

Vitale Lastkrümmungen.[1]

Was unter vitalen Lastkrümmungen zu verstehen ist, wurde schon im vorigen Abschnitte erörtert.

Auch in diesem Abschnitte handelt es sich nicht um eine eingehende oder gar erschöpfende Darstellung der im Pflanzenreiche vorkommenden vitalen Lastkrümmungen, vielmehr darum, die Existenz der vitalen Lastkrümmungen zumal im Gegensatze zu den todten Lastkrümmungen nachzuweisen, in einigen typischen Beispielen vorzuführen und dadurch einige Grundlinien in diesem Capitel der Pflanzenphysiologie zu ziehen.

---

[1] Ich habe den Ausdruck »vitale Lastkrümmungen« gewählt, um den Unterschied gegenüber den »todten Lastkrümmungen« möglichst scharf hervortreten zu lassen. Erstere sind aber identisch mit dem, was ich in anderen Schriften (Biologie etc.) als geocentrische Krümmungen den geotropischen Krümmungen gegenübergestellt habe.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Am klarsten treten vitale Lastkrümmungen an Blüten auf, wobei es aber stets der Blütenstandsträger ist, welcher die Lastkrümmung erfährt, die aber der Lage der Blüten selbst zu dienen hat.

Convallaria majalis. Die Blütentraube dieser Pflanze ist aufrecht, die Blütenstandsaxe stark negativ geotropisch, so zwar, dass, wenn sie, sei es durch Zufall oder auf künstliche Weise aus der verticalen Lage gebracht wird, wieder rasch in diese Lage zurückkehrt. An dieser verticalen Blütenstandsaxe stehen die Blütenknospen an kurzen Stielen aufrecht, die geöffnete Blüte wendet aber ihre Apertur nach unten. Von vornherein ist es aber ebenso gut möglich, dass die Abwärtsbewegung durch Epinastie, als durch das eigene Gewicht erfolgt. Hier kann nur das Experiment entscheiden.

Wird ein Stock der Pflanze auf den Klinostaten derart gebracht, dass die aufrechte Blütenstandsaxe auch die Drehungsaxe ist und erfolgt die Beleuchtung stets von einer Seite her, so ist der Heliotropismus der Blütenstandsaxe und auch ein etwa vorhandener Heliotropismus der Blütenstiele ausgeschlossen. Die Blütenknospen entwickeln sich weiter und, wenn die Blüten geöffnet sind, so nicken sie alle. Wird in derselben Weise mit der Pflanze experimentiert, nur mit dem Unterschiede, dass die Blütenstandsaxe umgekehrt aufgestellt ist und durch Aufbinden des Blütenschaftes und durch Belastung der Blütentraube Sorge getragen wird, dass die Blütenstandsaxe vertical nach abwärts gerichtet bleibt, also keine geotropische Aufrichtung stattfindet, so behalten die Blütenstiele ihre Wachsthumsrichtung, und die geöffneten Blüten schauen alle nach abwärts (Tafel III). Damit ist der Beweis erbracht, dass unter natürlichen Verhältnissen das Nicken der Blüten von *Convallaria majalis* durch ihr eigenes Gewicht bewirkt oder veranlasst wird. Dieser Nachweis wurde noch auf eine andere Weise geführt. Es wurden Stöcke von *Convallaria majalis*, welche ihre Blütentrauben zur Entwickelung zu bringen begannen, so aufgestellt, dass jede Blütenstandsaxe horizontal zu liegen kam. Um diese ihrer ganzen Länge nach in der genannten Lage festzuhalten, wurden sie an einem Stabe festgebunden und am Ende soweit durch Gewichte beschwert,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

als jeweilig erforderlich war, um die geotropische Aufwärtskrümmung hintanzuhalten. Alle Blüten nickten, so zwar, dass alle geöffneten Blüten nach abwärts schauten (Tafel IV).

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass wir es in dem Nicken der Blüten von *Convallaria majalis* mit einer Lastkrümmung zu thun haben. Es ist dies aber keine todte, sondern eine vitale Lastkrümmung. Sie vollzieht sich nur während des Wachsthums und wird während des Wachsthums auch fixiert. Durch umgekehrte Aufstellung kehrt sich die Krümmung nicht um, wie dies bei der todten Lastkrümmung stets der Fall ist. Das Abwärtsnicken findet nur so lange statt, als der Blütenstiel wächst. Ist er ausgewachsen, so findet keine Umkehrung mehr statt, die geöffnete Blüte vermag, obgleich ihr Gewicht im Vergleiche zur Knospe nicht unbeträchtlich zugenommen hat, sich durch ihr Gewicht nicht mehr nach abwärts zu wenden.

Symphytum tuberosum. Genau dieselben Versuche, welche ich mit der früher genannten Pflanze anstellte, wurden auch mit dieser ausgeführt. Von Wichtigkeit ist der Versuch, welcher bei inverser Aufstellung der Pflanze auf dem Klinostaten ausgeführt wurde. Die normalen Blütenknospen von *Symphytum tuberosum* stehen aufrecht und sind somit an der umgekehrten am Klinostaten stehenden Pflanze nach unten gekehrt; der Griffel sieht nach abwärts. In dieser Richtung bleibt die Blüte bis zum Abfalle der Corolle (Tafel V, *B*).

Es kann aber auch eine nachträgliche Hebung des Griffels und überhaupt der ganzen Frucht eintreten. Ich habe hierüber folgendes beobachtet. Die im Freien unter der Mitwirkung von Insecten vor sich gehende Befruchtung führt dahin, dass alsbald nach der Befruchtung die nach abwärts gekehrte Blüte sich erhebt, was auf negativem Geotropismus des Blütenstiels beruht.

Im Experimentierraum des pflanzenphysiologischen Institutes, wo meine Versuche durchgeführt wurden, fand natürlich keine Insectenbefruchtung der Blüten von *Symphytum tuberosum* statt. Allein auch Eigenbefruchtung kann stattfinden. Es hat schon v. Kerner darauf aufmerksam gemacht, dass diese von

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Bienen und Hummeln befruchtete Blume sich auch selbst befruchte, »weil die Narbe in der Fallinien des Pollens gelegen ist«.[1]

Die meisten der Blüten der invers aufgestellten Pflanzen blieben unbefruchtet; der Griffel der Blüten behielt seine Stellung; einzelne Blüten befruchteten sich selbst, und bei diesen stieg mit der Blüte die Narbe aufwärts, bis die verticale Lage erreicht wurde.

Die unbefruchtet gebliebenen Blüten kehren sich, nach vollkommener Ausbildung der Corolle normal aufgestellt, nicht mehr nach abwärts. Die Abwärtskrümmung wird auch bei der Blüte von *Symphytum tuberosum* genau so wie bei *Convallaria majalis* durch Wachsthum fixiert und kann dann nicht mehr rückgängig gemacht werden. Nach der Befruchtung erhält der Träger der Blüte, der Blütenstiel, die Fähigkeit, sich geotropisch aufzurichten. Auch die Abwärtskrümmung der Blüte von *Symphytum tuberosum* ist somit eine vitale Lastkrümmung.

Forsythia viridissima. In den beiden vorgeführten Fällen ist es ein Leichtes gewesen, den Nachweis zu führen, dass die Blütenbewegungen vitalen Lastkrümmungen entsprechen. Ja, es gibt Fälle, in denen man, ohne ein Experiment anzustellen, durch den bloßen Augenschein in der Lage ist, das Vorhandensein vitaler Lastkrümmungen zu constatieren, so bei den Blüten der in unseren Gärten jetzt häufig cultivierten *Forsythia virid.*

An aufrechten Sprossen nicken die Blütenknospen und später die Blüten, und man ist hier ebenso wenig als bei *Convallaria majalis* imstande, zu entscheiden, ob das Nicken durch Epinastie oder durch das eigene Gewicht erfolgt. Aber an horizontalen Sprossen liegt die Sache für den Beobachter günstiger. An solchen Sprossen sieht man die gekreuzt gegenständig angeordneten Blüten in vier verschiedenen Orientierungen: eine Blüte steht oben, eine gleichaltrige unten und daneben zwei gleichaltrige, von denen eine an der rechten, die andere an der linken Flanke steht. Jede dieser Blüten ist infolge entsprechender Krümmung des Stieles nach abwärts gerichtet. Aber unabhängig von dem Platze, an

[1] Über Eigen- und Insectenbefruchtung von *Symphytum tuberosum* siehe Knuth, Blütenbiologie II, 2 (1899), S. 106 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

welchem die Blüte entstanden ist, wendet sie sich in die Richtung der Lothrechten nach abwärts; hier kann also Epinastie nicht im Spiele sein, und es bleibt keine andere Annahme übrig als die, dass die Orientierung durch eine Kraft bewirkt wurde, welche im Sinne der Lothrechten thätig war. Da die Krümmung der Blüten auch im Dunkeln erfolgt, so ist es zweifellos, dass die Blüten durch ihre eigene Last sich nach abwärts krümmten. Versuche, welche in ähnlicher Weise durchgeführt wurden wie die mit *Convallaria majalis* und *Symphytum tuberosum* angestellten, bestätigen dies. Diese Versuche können auch mit abgeschnittenen Blütensprossen angestellt werden, wenn die Schnittfläche des Zweiges fortwährend unter Wasser taucht. Diese Versuche zeigen auch, dass bei *Forsythia viridissima* genau derselbe Fall vorliegt wie bei der Blüte der beiden anderen genannten Pflanzen: es wenden sich die Knospen und die sich entwickelnden Blüten nur so lange nach abwärts, als das Wachsthum der Stiele währt. Mit Beendigung des Wachsthums der Stiele ist die Krümmung fixiert und kann nicht mehr rückgängig gemacht werden.

Papaver Rhoeas. Weitaus schwieriger liegen die Verhältnisse beim Mohn *(Papaver Rhoeas)* und allen *Papaver*-Arten, bei welchen die Blütenknospen nicken, weil hier nicht eine reine Lastkrümmung vorliegt, sondern diese mit anderen Nutationen combinirt ist. Die Krümmungen der Blütenstiele des Mohns, denn nur auf diese kommt es bei dem Nicken der Blüten dieser Pflanze an, sind von zahlreichen Forschern so eingehend studiert worden, dass man glauben sollte, der Gegenstand wäre vollkommen erledigt. Insbesonders nach den sinnvollen, vielfach fein ausgedachten Versuchen, welche Vöchting[1] diesem Gegenstand gewidmet hat, sollte man dies vermuthen. Aber alle Forscher, welche sich mit dem Gegenstande beschäftigt haben, fassten das Phänomen einseitig auf. Sachs[2] betrachtet das Nicken der Blütenknospen des Mohns als eine reine Lastkrümmung, desgleichen de Vries,[3] welcher die Sache aus-

[1] Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, S. 92 bis 124.

[2] Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865, S. 93.

[3] In den Arbeiten des Würzburger botan. Institutes I (1871), I.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

führlicher behandelt. Sachs sagt, die fragliche Krümmung beruhe auf dem Gewichte der Knospe, welches der junge Theil des Stiels nicht zu tragen vermöge und de Vries führt zur Bekräftigung dieser Ansicht an, dass der Stiel sich aufrichtet, wenn man die Knospe abschneidet.

Dagegen ist aber geltend zu machen, dass die Sache nicht so einfach ist, als sich dies Sachs und de Vries gedacht haben. Denn die Aufrichtung erfolgt nicht sofort, sondern wie auch Vöchting[1] angibt, je nach dem Entwickelungszustand des Stieles erst nach 12 Stunden oder nach einem oder nach zwei Tagen. Mittlerweile ist der Stiel aber bereits geotropisch geworden und er krümmt sich, falls die erste Krümmung eine Lastkrümmung gewesen sein sollte, was erst zu beweisen ist, mit viel größerer Kraft nach aufwärts, als er durch die Last der Knospen herabgebogen sein mochte, oder, wie ich vorgreifend sagen will, factisch nach abwärts gekrümmt wurde. Der Gegenbeweis, den Vöchting führte, indem er die abgeschnittene Knospe wieder an dem Stiel aufband, und beobachtete, dass die Aufrichtung trotzdem erfolgte, ja, dass sie auch erfolgte, wenn zwei oder gar drei Knospen an dem decapitierten Stiel befestigt wurden, ist nicht gelungen; dieser Versuch beweist eben nur, dass, wie schon gesagt, die Aufrichtung des Stieles nach dessen Decapitation mit einer anderen Kraft erfolgte, als jene ist, durch welche das Nicken des Köpfchens bewirkt wurde. Wenn der obere sich krümmende Stieltheil, was ja richtig ist, weich und plastisch ist, so wird die Abwärtskrümmung des Stieles durch die schwere Knospe zustande kommen, ohne dass der Stiel sich nach der Entfernung der schweren Knospe aufzurichten braucht. Die passive Abwärtskrümmung der Mohnblütenknospe ist durch den Versuch von de Vries nicht bewiesen worden. Das Experiment von Vöchting hat, wie ich schon sagte, in dem Sinne, wie es ausgeführt wurde, auch keine Beweiskraft und sein Ausspruch, »durch diesen Versuch ist der Beweis geliefert, dass nicht das Gewicht der Knospe den Stiel nach abwärts zieht,

[1] L. c., S. 103.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

diese Krümmung vielmehr auf positivem Geotropismus beruht,[1]« hat mithin keine Berechtigung.

Ich habe aber schon vor Vöchting auf eine Thatsache hingewiesen, welche sehr dafür spricht, dass es die Last der Knospe der Mohnblüte ist, welche das Abwärtsnicken hervorruft.[2] Der oberste, die Blütenknospe tragende Theil des Blütenstieles ist weich und weder heliotropisch noch geotropisch reactionsfähig. Die tiefer liegende Stengelpartie, welche in starkem Wachsthum im Vergleiche zur obersten sich befindet, ist aber positiv heliotropisch und negativ geotropisch. Infolge Zusammenwirkens dieser beiden Bewegungsformen wird der Blütenstiel nach der Richtung der stärksten Beleuchtung hinbewegt, und dadurch wird in der Regel die Richtung bestimmt, nach welcher die Knospe überhängt. Man kann sich an Feldrändern, Mauern etc., kurz immer, wenn die Mohnpflanze einseitig beleuchtet ist, davon überzeugen, dass die Knospe nach der Seite der stärksten Beleuchtung überhängt. Ich sage, in der Regel. Es kann vorkommen, dass eine allseits gleichmäßig beleuchtete Knospe nickt, ja selbst eine einseitig beleuchtete Knospe unabhängig vom stärksten Lichteinfall nickt: dann ist die Blütenknospe asymmetrisch gebaut und sie hängt dann begreiflicherweise nach der Seite der größeren Belastung über.[3]

Man kann der Mohnpflanze welche Lage immer geben, stets wird man, wenn einseitige Beleuchtung ausgeschlossen ist, finden, dass die Blütenknospen nach abwärts nicken, auch wenn sie invers aufgestellt ist, obwohl nicht zu verkennen ist, dass die Blütenstiele im letzten Falle auch andere kleinere Wachsthumsbewegungen durchmachen, welche ihre Lage etwas alterieren. Ich komme auf diesen Punkt später noch zurück.

Die meisten Blütensprosse von *Papaver Rhoeas* sind Axillartriebe und wenden sich deshalb mehr oder weniger stark nach außen, d. i. von der Mutteraxe ab. Aber es gibt auch terminale Blütenaxen bei dieser Pflanze. Die Richtung, nach welcher die

[1] L. c., S. 103.

[2] Heliotrop. Erscheinungen. II. Th. (1882), Sep.-Abdr., S. 62 bis 63.

[3] Heliotrop. Erscheinungen. II. Th., S. 63.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Blütenknospe nickt, ist deshalb im allgemeinen nicht organisch vorgezeichnet. Durch das Experiment kann man zeigen, dass diese Richtung durch das Gewicht der Blütenknospe bestimmt ist. Wenn man einen Stock von *Papaver Rhoeas* umgekehrt sich entwickeln lässt, so kehrt sich jeder blütentragende Axillartrieb scharf (negativ geotropisch) nach oben, ohne irgend eine Torsion zu erfahren. Aber auch in dieser Lage nickt die Knospe nach außen, wenn von dieser Seite das stärkste Licht einfällt. Nunmehr ist es aber nicht wie gewöhnlich die der Mutteraxe zugewendete, sondern die gegenüberliegende Seite, welche bei der Krümmung convex wird (Tafel VI). Auch wenn ich einen ganz jungen Blütenspross durch Beleuchtung von seiner natürlichen Richtung ablenke, nickt die Knospe nach der Seite der stärksten Beleuchtung. Die Seite des Blütenstiels, welche beim Nicken der Blütenknospe convex gekrümmt wird, ist deshalb von der Organisation der Pflanze unabhängig, und es nickt die Knospe nach jener Seite, welche durch ihre Lastwirkung gegeben ist.

Ein wichtiger Versuch, welcher sehr dazu beiträgt, das Verständnis der Bewegungen des Blütenstiels zu erleichtern, wurde zuerst von Vöchting und später in genauer Weise von Fünfstück durchgeführt.

Vöchting[1] schreibt: »Um über die Natur der Stielkrümmung ins Klare zu kommen, stellte ich folgenden Versuch an. Eine fest eingewurzelte, im Topf aus Samen gezogene Pflanze mit einer Knospe, die sich eben abwärts krümmen wollte, wurde ins Zimmer genommen, um die Knospe ein Coconfaden geschlungen, dieser über eine (fixe) Rolle geführt und sein freies Ende mit einem Gewichte belastet. Der Versuch wurde nur einmal angestellt und, da mir das Missgeschick widerfahren ist, die Versuchsnotiz zu verlieren, so bin ich nicht imstande, die fraglichen Gewichtszahlen genau anzugeben. Wenn mich mein Gedächtnis nicht täuscht, so war das Gewicht der Knospe und des gekrümmten Stieltheiles 0·07 *g*, das des gezogenen Gewichtes 0·15 *g*. Trotz dieser Belastung krümmte sich der Stiel mit der Knospe nach abwärts . . . Dieser Versuch

[1] L. c., S. 100 und 101.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nebst dem vorhin angeführten (es handelt sich um Klinostatenversuche, welche ich später noch zu besprechen haben werde) lehrt zur Evidenz, dass die Abwärtskrümmung des Stieles eine Erscheinung von positivem Geotropismus ist.«

Dass die Abwärtsbewegung des anfangs durch die Last der Knospe passiv sich krümmenden Stieles mit selbständiger Kraft sich fortsetzt, ist ganz richtig, aber der Schluss, dass hier positiver Geotropismus vorliegt, ist, wie ich weiter unten zeigen werde, falsch.

Fünfstück[1] hat diesen Versuch Vöchting's wieder aufgenommen und auf exacte Weise wiederholt durchgeführt. Er zeigte unter Anwendung der fixen Rolle und bestimmt gewählter Aufhängegewichte, dass die Krümmung des Blütenstieles des Mohns mit activer Kraft erfolge, und speciell bei *Papaver Rhoeas* die Abwärtsbewegung des Blütenstieles mit einer Kraft vor sich geht, welche im Durchschnitte das doppelte Gewicht der Knospe fortzubewegen imstande ist.

Wie ist nun meine Beobachtung, dass die Blütenknospe des Mohns anfänglich infolge ihres eigenen Gewichtes den Stiel nach abwärts biegt, mit den Beobachtungen von Vöchting und Fünfstück, von deren Richtigkeit ich mich durch wiederholte Versuche zu überzeugen Gelegenheit hatte, in Einklang zu bringen?

Es ist zu beachten, dass man es in dem sich krümmenden Blütenstiele nicht mit einer todten Masse, sondern mit einem lebenden und dazu noch wachsenden Pflanzentheile zu thun hat, welcher fortwährenden Veränderungen ausgesetzt ist. Die Zellen gehen aus dem fast turgorlosen in stark turgescenten Zustand über, vergrößern im beschränkten Raume ihre Oberflächen, verdicken sich; kurzum es gehen hier weitgehende Veränderungen vor sich, welche eben im Experimente Vöchting's und Fünfstück's zum Ausdrucke gelangen. Es ist nichts Widersinniges, und meine Beobachtungen in Verbindung mit dem Versuche der letztgenannten Forscher lehren es ausdrücklich, dass die Krümmung des Blütenstiels anfangs eine ganz passive ist, später aber durch Wachsthum hervor-

[1] Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. I (1883), S. 429 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gerufene Veränderungen eine Activität der Krümmung zur Folge haben, welche anderweitigen bei Nutationen zur Wirkung kommenden Kraftäußerungen vergleichbar ist. Welcher Art diese zu einer activen Kraftäußerung führenden Wachsthumsverhältnisse sind, werde ich weiter unten genau erörtern.

Ich gelange also zu dem Resultate, dass die Krümmung der Blütenstiele des Mohns anfänglich ein gewiss durch das Gewicht der Knospe hervorgerufenes Belastungsphänomen ist, welches sich aber später infolge der eintretenden Wachsthumszustände der Gewebe in einen Vorgang verwandelt, bei welchem die Krümmung mit größerer Kraft erfolgt, als dem Gewichte der belastenden Knospe entspricht.

In Betreff des Zustandekommens der passiven Abwärtskrümmung der Mohnblütenknospe möchte ich noch bemerken, dass sie bei starker Transpiration der betreffenden Pflanze sehr begünstigt wird und unter jenen Umständen, welche eine starke Turgescenz der Pflanze bewirken, vermindert wird, ja auch unterbleibt. Lässt man einen Blütenstiel in der Zeit, in welcher das erste Anzeichen der passiven Krümmung eintritt, welken oder macht ihn plasmolytisch, so krümmt er sich in jener Zone, in welcher die Beugung des Stieles erfolgt. Bringt man einen im Beginne der Krümmung befindlichen Spross unter Wasser, so wächst er allerdings noch in die Länge, aber die begonnene Krümmung setzt sich nicht fort. Ich möchte hieraus in Verbindung mit früher gefundenen ähnlichen Thatsachen[1] schließen, dass die durch Transpiration des Laubes der Mohnpflanze hervorgerufene Schlaffheit des Stieles die passive Krümmung befördert.

Unterbleibt die Beugung, so ist selbstverständlich die für die normale Weiterentwickelung erforderliche Aufrichtung nicht nöthig. Wenn aber die Beugung des Stieles durch das Knospengewicht, durch die Transpiration begünstigt eintritt, so schafft sich die Pflanze selbst die Kraft, um die Blüte später aufrecht zu stellen.

---

[1] Wiesner, Die Stellung der Blüten zum Licht. Biol. Centralbl. 1901, S. 812, Versuche mit *Leontodon hastile*.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ich werde später versuchen, meine Anschauung über die durch die passive Krümmung eingeleitete Wachsthumsbewegung des Stieles zu entwickeln. Vorerst möchte ich die Frage aufwerfen, welchen Vortheil die Pflanze dadurch erfährt, dass sie die Knospen der Blüten eine Zeit lang in der umgekehrten Lage erhält. Meine Ansicht geht dahin, dass es der Pflanze wahrscheinlich zum größeren Vortheil gereicht, dass die chlorophyllreichen Kelchblätter durch die Umkehrung unter günstigere Beleuchtungsverhältnisse kommen, als wenn sie aufrechte Stellung beibehalten würden. Dies mag zu einer verstärkten localen Assimilation führen, welche für die Blütenentwickelung vielleicht von Nutzen ist. Für die Richtigkeit dieser Meinung kann ich nicht eintreten, da ich hierüber keine weiteren Versuche angestellt habe; ich wollte nur den Gedanken, den ich mir über die möglichen Vortheile der Umkehrung der Blüten bildete, zum Ausdrucke bringen, um Anregung zur biologischen Behandlung dieses Gegenstandes zu geben.

Verfolgt man die Weiterentwickelung des passiv gekrümmten Stengels, so findet man, dass das nunmehr sich einstellende verstärkte Wachsthum successive die Krümmung aufhebt, wodurch andere jüngere Partien gekrümmt werden u. s. w., bis endlich der Stiel sein Wachsthum ganz abgeschlossen hat. Es ist dies die Zeit des Öffnens der Blüte. Diese ist entweder vollkommen aufgerichtet oder der sie tragende Stiel wendet sich schief, aber in gerader Linie nach oben oder das Ende des Stieles ist mehr oder minder stark geotropisch nach oben gewendet.

Wie kommt nun dieses Emporrollen der passiven Krümmung zustande? Würde der Belastungsversuch nicht gelehrt haben, dass eine active Abwärtskrümmung dabei im Spiele ist, so würde es genügen, den entschieden vorhandenen negativen Geotropismus des älteren Stieltheiles zur Erklärung der Thatsache heranzuziehen. Da also eine active Abwärtskrümmung dabei im Spiele ist, die Bewegung im großen ganzen aber nach aufwärts geht, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass zwei antagonistische Wachsthumsbewegungen gleichzeitig den gekrümmten, sich aufrollenden Stiel beherrschen. Auch Vöchting nimmt zwei antagonistische, aber zeitlich nicht zusammenfallende

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Krümmungen am Stiele des Mohns an, von denen er die eine (früher eintretende) als positiv, die andere (später eintretende) als negativ geotropisch erklärt. An den negativen Geotropismus des Stieles kann nicht gezweifelt werden. Aber jener Krümmung, die Vöchting als positiv geotropisch erklärt, kann ich diesen Charakter nicht zusprechen, und zwar zunächst mit Berufung auf Vöchting's Versuche mit *Papaver argemonoides*. Die Nutation[1] des Stieles geht hier so weit, dass sich eine mehrfache Schlinge bildet infolge eines verstärkten Wachsthums an der Convexseite des Stieles, welches nicht stille hält, wenn die Verticale erreicht ist. (Bei Vöchting abgebildet auf Taf. I, Fig. 11.) Dieses verstärkte Wachsthum an der Oberseite des gekrümmten Stieles ist von der Schwerkraft unabhängig und stellt sich als Epinastie dar, welche sich aber von der uns bekannten Epinastie nur dadurch unterscheidet, dass sie nicht erblich festgehalten ist, sondern während des Wachsthums des Stieles sich einstellt und wahrscheinlich ihren Grund in jener Dehnung hat, welche durch die primäre passive Krümmung des Stieles an der Oberseite hervorgerufen wird. Ich werde später, auf solche Fälle von in der Ontogenese »erworbener« Epinastie mehrfach noch aufmerksam zu machen, Gelegenheit haben.

Ich will nun einen Versuch anführen, welcher zeigt, dass Vöchting's Angabe, die Abwärtskrümmung des Blütenstieles des Mohns beruhe auf positivem Geotropismus, unrichtig ist, vielmehr beweist, dass diese (active) Abwärtskrümmung auf Epinastie beruht.

Gesunde, wachsthumsfähige Sprosse oder ganze in Töpfen cultivierte Stöcke von *Papaver Rhoeas* wurden in der Zeit, in welcher das Nicken der Knospen erfolgt, auf den Klinostaten gebracht und um horizontale Axe in Rotation versetzt. Nach 24 Stunden waren die anfangs noch infolge der Umdrehung etwas hin- und herschwankenden gekrümmten Sprosstheile so

[1] Unter Nutation verstehe ich jede Art von ungleichseitigem Längenwachsthum. Durch dieses ungleichseitige Wachsthum wird das Organ gekrümmt. Ich unterscheide zwischen spontaner oder erblich festgehaltener Nutation (gewöhnliche Epinastie, undulierende, revolutive und unterbrochene Nutation) und paratonischen Nutation (Heliotropismus, Geotropismus etc.).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

stark nach der Mutteraxe hin gekrümmt, dass an der Anwesenheit von Epinastie nicht gezweifelt werden kann (Taf. VII). In diesem Versuche war es die morphologische Oberseite, welche verstärkt wuchs. Die Epinastie des Mohnblütenstieles ist aber nicht an die morphologische Oberseite gebunden. Denn, wenn ich einen invers aufgestellten Stock von Mohn so weit sich entwickeln lasse, bis die blütentragenden Seitensprosse aufgerichtet sind, und warte, bis die passive Krümmung des Stieles eintritt, so finde ich, dass, wenn ich einen solchen Spross auf den Rotationsapparat bringe, nicht die morphologische Oberseite, sondern die morphologische Unterseite (nunmehr physikalische Oberseite) convex wird und die Krümmung sich wie im früheren Falle so stark fortsetzt, bis die Knospe nach dem Muttersprosse hin gewendet ist.

An einer hier vorhandenen (in der Ontogenese entstandenen) Epinastie kann wohl nach diesem Versuche nicht mehr gezweifelt werden. Dieser Versuch lehrt aber weiter, dass hier positiver Geotropismus nicht im Spiele ist, denn bei der langsamen Rotation am Klinostaten wird ja dieser ausgeschlossen, und die factisch zustande kommende Einwärtskrümmung des Blütenstieles kann nicht auf Geotropismus beruhen. Wenn man unter Epinastie ein verstärktes, von äußeren Reizen (Licht, Schwerkraft etc.) unabhängig zustande kommendes verstärktes Wachsthum an der Oberseite der Organe versteht, so kann die am Blütenstiele des Mohnes sich während der Rotation einstellende Einwärtskrümmung der Blütenknospe nichts anderes als ein auf Epinastie beruhender Vorgang sein. Dieser Nachweis steht auch im Einklange mit Vöchting's oben genannter Beobachtung, dass der sich krümmende Stiel von *Papaver argemonoides* sich mehrfach schlingenförmig krümmt.

Ich habe diese das Auftreten der Epinastie beweisenden Klinostatenversuche mehrmals mit demselben Erfolge wiederholt und kann es nicht recht verstehen, dass Vöchting bei seinen Rotationsversuchen die Epinastie der Blütenstiele des Mohnes nicht beobachtet hat. Er sagt (S. 100), »dass die gekrümmten Stiele sich am Klinostaten gerade strecken, wobei sie freilich dem Gewichte der Knospe in allen Lagen um ein gewisses nachgeben und nie ganz starr stehen«.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Zweifellos hat Vöchting Sprosse zu seinen Klinostatenversuchen verwendet, welche der schließlich erfolgenden negativ geotropischen Aufrichtung schon sehr nahe waren. Ich glaube dies aus einer bisher noch nicht vorgebrachten Beobachtung entnehmen zu können, der zufolge mit der schließlich durch negativen Geotropismus hervorgerufenen Aufrichtung der Blüte die Epinastie sehr gering wird und endlich erlischt.

Von der Stärke der Epinastie im Vergleiche zum negativen Geotropismus wird die Richtung abhängen, welche der Stiel unter dem Einflusse dieser antagonistischen Nutation gewinnt. Halten sich beide das Gleichgewicht, so wird der Stiel geradlinig. Überwiegt der Geotropismus so stark, dass die Wirkung der Epinastie gleich Null erscheint, so wird der Stiel nicht nur gerade, sondern geradezu aufrecht sein. Überwiegt die Epinastie, so tritt jener Fall ein, den Vöchting als eine Ausnahme hinstellt und der sich in einer mehrfachen Schlingenbildung des Stieles zu erkennen gibt.

Nach meinen Untersuchungen verlaufen die Bewegungen des die Mohnblütenknospe tragenden Stieles folgendermaßen. Zuerst erfolgt eine Lastkrümmung, hervorgerufen durch das Gewicht der Knospe. Dieser Krümmung folgt, wahrscheinlich durch sie bedingt, Epinastie, welche mit einer bestimmten, dem positiven Geotropismus vergleichbaren Activität sich äußert. Die Epinastie wirkt dem inzwischen sich einstellenden negativen Geotropismus entgegen. Von dem Verhältnis der Epinastie zum negativen Geotropismus hängt die Richtung ab, welche der sich emporrollende Stiel einnimmt. Nach Vöchting ist diese Richtung bedingt durch die dem Stiele innewohnende Fähigkeit, sich geradlinig zu entwickeln. Ich aber sehe in der »Rectipetalität« Vöchting's ein Zusammenwirken von »erworbener Epinastie« und negativem Geotropismus. Die jeweilige Richtung des Stieles hängt von dem Verhältnis der Epinastie zum negativen Geotropismus ab, wie ich schon auseinandergesetzt habe.

Noch möchte ich bemerken, dass ich in Bezug auf den Einfluss der Fruchtknoten zu den Richtungsbewegungen des Mohnblütenstieles eine andere Ansicht als Vöchting hege. Der genannte Forscher ist der Meinung, dass die abwärtskrümmende Kraft des Stieles — nach seiner Auffassung der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

positive Geotropismus des Stieles — vom Fruchtknoten ausgehe und der Stiel nach künstlicher Entfernung des Fruchtknotens die Fähigkeit, positiv geotropisch zu werden, verliert. Ich finde, dass der Fruchtknoten das Gewicht repräsentiert, durch welches der Stiel gebeugt wird. Die Beugung ist aber die Vorbedingung der späteren Wachsthumsbewegungen.

Schließlich möchte ich noch anführen, dass bei langsamem Wuchse der Blütenstiel von *Papaver Rhoeas* unregelmäßige Hin- und Herkrümmung zeigt, indem das Längenwachsthum, abgesehen von den durch die Lastkrümmung hervorgerufenen Nutationen, nicht regelmäßig verläuft. Beim Wachsthum des Blütenstieles unter Wasser, auch unter sonstigen ungünstigen Wachsthumsbedingungen, treten diese unregelmäßigen Nutationen auf.

Dahlia variabilis. Lilium auratum. Das Nicken der Blütenköpfchen der Georgine ist bekannt. Das Köpfchen erscheint anfangs aufrecht und nickt später immer nach außen hin. Am Klinostaten findet man, dass die Axillarsprosse der Georgine in außerordentlich hohem Grade epinastisch sind, und ferner, dass das Nicken der Blütenköpfchen durch Epinastie erfolgt. Die Blütenknospen von *Lilium auratum* stehen anfangs ganz aufrecht und krümmen sich später nach abwärts. Man wäre nach den Versuchen, welche mit *Convallaria majalis* und *Symphytum tuberosum* angestellt wurden, wohl sehr geneigt, anzunehmen, dass hier eine Lastkrümmung vorliegt, und es erscheint von vorneherein diese Annahme umsomehr berechtigt, als die Blütenknospen im Vergleiche zu jenen der beiden genannten Pflanzen schwer sind. Aber wenn man Stöcke von *Lilium auratum* umgekehrt zur Entwickelung bringt, so sieht man alsbald, dass die Blütenknospen sich in dieser umgekehrten Lage emporrichten. Die Aufrichtung erfolgt sichtlich durch Combination von Geotropismus und Epinastie. Es kann also hier keine Lastkrümmung vorliegen. Die unter normalen Verhältnissen vor sich gehende Abwärtskrümmung der Blütenknospe von *Lilium auratum* erfolgt somit wie bei der Georgine durch Epinastie.

In wieweit bei *Dahlia variabilis* und *Lilium auratum* die Epinastie durch Belastung beeinflusst wird und in wieweit der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

entschiedenen Lastkrümmung bei *Convallaria majalis* und *Symphytum tuberosum* Epinastie folgt, muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, welche zu zeigen haben werden, ob nicht die Blüten, beziehungsweise Blütenstände der vier zuletzt genannten Pflanzen sich im Grunde doch so wie die Mohnblüte verhalten und nur quantitativ voneinander abweichen.

Hängende Zweigenden. An jenen Gewächsen, welche durch amphitrophe Verzweigung ausgezeichnet sind, nicken häufig die Zweigenden. Ich werde über diese Gewächse später ausführlich zu sprechen haben. Ich verweise bezüglich ihres amphitrophen Charakters auf die nachfolgende Darstellung und bemerke hier nur, dass die amphitrophe Verzweigung dadurch ausgezeichnet ist, dass die Seitenzweige eines Sprosses an dessen Flanken gelegen sind und dass die Äste die Tendenz haben, in einer Ebene sich zu verzweigen. Beispiele hiefür unter den Laubgewächsen bilden Linde, Ulme, Buche; unter den Nadelbäumen Tanne, Fichte und Eibe.

Die Zweige der meisten sich amphitroph verzweigenden Gewächse sind ausgesprochen epinastisch, d. h. die Oberseite dieser Zweige wächst stärker als die Unterseite in die Länge und deshalb krümmen sie sich nach abwärts. Man erkennt die Epinastie am deutlichsten, wenn man die Sprosse in umgekehrter Lage wachsen lässt, so dass die Oberseite nach unten zu liegen kommt (Tafel II). Wie bei den Blütenstielen des Mohnes sind die Sprosse zugleich epinastisch und negativ geotropisch. Da die (morphologische) Oberseite stärker wächst als die Unterseite und bei negativ geotropischer Krümmung die (physikalische) Unterseite begünstigt wächst, so müssen bei umgekehrt orientierter Lage solcher Zweige sich Epinastie und negativer Geotropismus, die bei normaler Lage einander entgegenwirken, in ihren Wirkungen summieren. Der Zweig krümmt sich, in umgekehrter Lage befindlich, empor und krümmt sich bei starkem Überwiegen der Epinastie sogar über die Verticale hinaus gegen die Mutteraxe zu.

In dem jüngsten Theile des Sprosses ist aber weder eine geotropische Reactionsfähigkeit vorhanden, noch ist hier der epinastische Charakter ausgesprochen. Die Internodien sind weich fast spannungslos, desgleichen die an denselben befind-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

lichen jungen Blättchen. Diese jüngste Partie des Sprossendes, fast ganz noch aus Meristemgewebe bestehend, hat nun die Tendenz zu einer Lastkrümmung, welche, wenn wirklich zustande kommend, eine vitale ist, da das Sprosstück später aus der nickenden Lage in die horizontale oder in eine mehr oder weniger aufgerichtete übergeht. Wegen der Kürze der sich passiv nach abwärts kehrenden Strecke ist es häufig schwierig, ja unmöglich, die hiedurch bedingte Krümmung von der epinastischen, welche dieselbe Richtung verfolgt, zu unterscheiden. An Ulmen ist die vitale Lastkrümmung häufig leicht nachzuweisen, zumal wenn das ausgebildete Laub stark transpiriert, namentlich im Sonnenlichte. Es wird bei dieser starken Transpiration der Zweigspitze Wasser entzogen[1] und letztere wird noch weicher, plastischer. Die jungen Blättchen hängen dann vertical hinab und schon durch Umkehrung der Sprosse kann man sich dann überzeugen, dass hier eine Lastkrümmung vorliegt. Die Lage, welche die jungen Blättchen hierbei annehmen, ist aber für sie für den Fall, als sie von hochstehender Sonne bestrahlt werden, von Vortheil. Denn bei hohem Sonnenstande und stark ausgebreitet, würden sie Gefahr laufen, durch stärkere directe Wasserabgabe geschädigt zu werden; vertical nach abwärts gerichtet werden sie aber von den Strahlen der hochstehenden Sonne nur unter sehr kleinen Winkeln getroffen und sind deshalb vor zu starker Bestrahlung und deshalb vor übermäßig großer Wasserabgabe geschützt. Es gibt Formen der Rothbuche, bei welchen die vitale Lastkrümmung des jüngsten Sprossendes so stark ausgeprägt ist, dass bei der Umkehrung das junge Sprossende wieder nach abwärts nickt. Wohl immer, wenn an jungen amphitrophen Sprossen die jüngsten noch spannungslosen Blätter und die gleichfalls noch im plastischen Zustande befindlichen Internodien nach abwärts nicken, wird man vitale Lastkrümmungen anzunehmen haben. Diese Sprossenden gehen unmittelbar, wenn die Blätter ihre Dauergewebe ausbilden, dabei ins stärkere Wachsthum gerathen und nunmehr geotropisch reactionsfähig geworden sind, in den epinastischen Zustand über. Ob die vitale Lastkrümmung

[1] Wiesner, Der absteigende Wasserstrom. Botan. Zeitung, 1888.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

hier die unmittelbare und einzige Ursache der Epinastie ist, ließ sich nicht entscheiden. Ich zweifle aber nicht, dass dabei Organisationseigenthümlichkeiten, welche erblich festgehalten werden, auch im Spiele sind, weil es bei diesen Gewächsen nicht gelingt, die Epinastie durch Umkehrung in Hyponastie zu verwandeln. Der Fall liegt hier wohl anders als bei den Krümmungen des Blütenstieles des Mohnes, wo ja auch Epinastie im Spiele ist. Ich werde auf diese Unterschiede der Epinastie später noch näher eingehen. Jedenfalls steht die vitale Lastkrümmung der Zweigenden der sich amphitroph verzweigenden Gewächse mit der Epitrophie in Correlation. Da die Krümmungsrichtung der Sprosse in beiden Zuständen (als Last- und als epinastische Krümmung) dieselbe, nämlich die nach abwärts gekehrte ist, so wird man diese Erscheinungsfolge, mag derselben ein ursächlicher Zusammenhang zugrunde liegen oder nicht, als eine zweckmäßige anzusehen haben, da eine Richtungsänderung, um aus einem Zustande in den anderen überzugehen, nicht erforderlich ist, was als eine Kraftersparnis anzusehen ist.

Dritter Abschnitt.

Über den Geotropismus von Blüten und Blütentheilen.

Die Stellung von Blüten und Inflorescenzen wird häufig durch den Geotropismus der Blüten-, beziehungsweise Blütenstandsträger bewirkt. Hierüber habe ich bereits zahlreiche Beobachtungen veröffentlicht.[1]

Diesen Gegenstand will ich hier nicht weiter erörtern. Es handelt sich hier ausschließlich um den Geotropismus von Blüten und Theilen von Blüten.

Soviel ich weiß, liegen hierüber, von meinen eigenen Beobachtungen abgesehen, keine anderen irgendwie verlässlichen Angaben vor.

---

[1] Über die Stellung der Blüten zum Lichte, Biol. Centralblatt, 1901.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Gelegentlich meiner Darlegungen über den Heliotropismus von Blüten und Blütentheilen brachte ich auch einige Beobachtungen über den Geotropismus dieser Organe.[1] Ich constatierte, dass das Perigon von *Colchicum autumnale*[2] und die Staubblätter von *Plantago media* negativ geotropisch sind. Neuestens fand ich die Fruchtknoten von *Iris florentia*, *germanica* und anderen Iris-Arten, desgleichen den unteren verwachsenen Theil des Perigons dieser Pflanzen negativ geotropisch.

Später habe ich einen Fall von positivem Blütengeotropismus beschrieben und zwar an dem Perigon von *Clivia nobilis* Lindl.[3]

Ich habe den positiven Geotropismus dieser Blüten neuerdings untersucht und halte es nicht für unwichtig, auf diesen Gegenstand wieder zurückzukommen, nachdem es mir gelungen ist, denselben von neuen Seiten her zu beleuchten. Der positive Blütengeotropismus scheint mir wert, eingehend studiert zu werden, da er biologisch und in Rücksicht auf das Zustandekommen etwas ganz anderes ist als der Wurzelgeotropismus.

Seit meiner ersten Veröffentlichung über diesen Fall von Blütengeotropismus habe ich, wenn sich zur Blütezeit der *Clivia nobilis* hiezu Gelegenheit bot, manche Wiederholung und Erweiterung meiner damaligen Versuche vorgenommen. In dem abgelaufenen Winter zeigten die in den Gewächshäusern des pflanzenphysiologischen Institutes befindlichen *Clivia*-Stöcke Anzeichen besonders reichen Blühens. Dieser Umstand und noch der weitere, dass mir noch eine andere *Clivia*-Art, nämlich *C. miniata* B. (= *Imnatophyllum miniatum* Hort.) zur Verfügung stand, welche im Habitus und in der

[1] Wiesner, Heliotropische Erscheinungen. Zweiter Theil (1880), S. 62 bis 69.

[2] Wie ich in der historischen Einleitung zum ersten Theile des Heliotropismus erzählte, hat bereits Gleditsch einige Decennien vor Entdeckung des Geotropismus, einige an ausgegrabenen Stöcken der Zeitlose gemachte Beobachtungen bekannt gegeben, welche auf den negativen Geotropismus des wachsenden Perigons hinwiesen. Wie nicht anders möglich, war aber die Interpretation dieser Beobachtungen eine irrthümliche. Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. 39, (1878).

[3] Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. X (1892), S. 12 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lebensweise anscheinend der *Clivia nobilis* gleicht, aber nicht mit der Fähigkeit ausgerüstet erscheint, die Perigone ihrer Blüten nach abwärts zu krümmen, haben mich bestimmt, manche noch offene Frage über den Geotropismus der Blüten von *Clivia nobilis* zu studieren, die alten Versuche zu wiederholen, um sie meinen Schülern im Laboratorium zu demonstrieren und eine vergleichende Untersuchung über das Verhalten der Perigone der beiden genannten Pflanzen vorzunehmen.

Ich habe die in diesem Winter ausgeführten Versuche aus Mangel an zusammenhängender Zeit nicht selbst vorgenommen, sondern betraute hiermit den Demonstrator am pflanzenphysiologischen Institute, Herrn Karl Auer, welcher die erforderlichen Experimente nach meinen Angaben und in fortwährendem Einvernehmen mit mir höchst sorgfältig ausführte.

Ich habe schon in meiner ersten Mittheilung über die unter dem Einflusse der Schwerkraft auf das Perigon von *Clivia nobilis* sich einstellende Krümmung angedeutet, dass an diesem Organe sich auch spontane Nutationen bemerklich machen, welche sich mit der Schwerkraftwirkung combinieren, aber niemals so scharf hervortreten, dass die Schwerkraftwirkung aufgehoben erschiene. Ich will auf diese Nutationen hier nicht näher eingehen, da es sich mir hier ja nur darum handelt, den Einfluss der Schwerkraft auf die Krümmung der Blüte darzulegen, was experimentell vollständig gelingt, ohne dass auf die — im ganzen wenigstens bei *Clivia nobilis* nur schwachen — spontanen Nutationen geachtet werden müsste.

Bei Wiederholung der alten Versuche ergab sich vollständige Übereinstimmung mit den damals erhaltenen Resultaten. Ich wiederhole in aller Kürze unsere die früheren bestätigenden Ergebnisse:

1. An normal aufgestellten Stöcken der *Clivia nobilis* erschienen alle Perigone nach abwärts gekrümmt.

2. An umgekehrt aufgestellten Stöcken dieser Pflanze krümmten sich gleichfalls alle Perigone nach abwärts, ohne dass eine Drehung der Blüte stattgefunden hätte. Während also im ersten Falle die Oberseite des Perigons convex wurde, trat im zweiten Falle diese Krümmung an der (morphologischen) Unterseite ein.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

3. Durch minimale Belastung in die vertical nach abwärts gekehrte Lage gebrachte junge Perigone wiesen bis zur Erreichung der definitiven Länge keinerlei Krümmung auf, abgesehen von den Perigonzipfeln, welche epinastische Öffnungsbewegungen erkennen lassen.

4. Durch möglichst geringe Gewichte in die vertical nach aufwärts gerichtete Lage balancierte Perigone krümmten sich gleichfalls nicht.

5. Blüten, welche auf einer fixen Unterlage während ihrer Entwickelung auflagen, krümmten sich stark nach abwärts, wenn sie mit der morphologischen Unterseite die Unterlage berührten.

6. Desgleichen Blüten, welche mit der morphologischen Oberseite die horizontale Unterlage berührten.

Bei allen diesen Versuchen wurde constatiert, dass die im Sinne der Lothrechten eintretende Krümmung sich einstellte, wenn die Perigone das letzte Drittel ihres Längenwachsthums durchliefen, und dass das Licht auf die Abwärtskrümmung ohne Einfluss ist.

Die im abgelaufenen Winter mit *Clivia nobilis* vorgenommenen Versuche unterscheiden sich vortheilhaft von den früheren dadurch, dass die zum Versuche dienenden Blütenknospen in die vom Experimente geforderte Lage durch Fixierung des untersten Blütentheiles mittelst Pincette gebracht wurden. Dies bedeutet sowohl mit Rücksicht auf die verticale aufrechte als auf die vertical nach abwärts gekehrte Richtung der Versuchsobjecte einen methodischen Fortschritt, weil bei der Fixierung der durch belastete Fäden vertical gestellten Blütenknospen der Einwand erhoben werden könnte, dass die künstliche Belastung möglicherweise nicht ohne Einfluss auf den Gang des Versuches gewesen sei.

Indem die Blütenknospen in den verschiedensten Lagen durch Pincette am Grunde fixiert waren, ergaben sich folgende Resultate:

1. Wird die Blüte in vertical aufwärts gerichteter Lage fix gemacht, so erleidet sie während ihres weiteren Wachsthumes — abgesehen von der Öffnungsbewegung der Perigonzipfel — keine Krümmung.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

2. Wird die Blüte in der vertical nach abwärts gerichteten Lage fixiert, so bleibt sie gerade, wie im früheren Falle.

3. Wird die Blüte in horizontaler Lage so fixiert, dass die morphologische Oberseite des Perigons nach oben gerichtet ist, so krümmt sie sich nach abwärts.

4. Wird die Blüte in horizontaler Lage so fixiert, dass die morphologische Unterseite nach oben gekehrt ist, so krümmt sie sich gleichfalls nach abwärts.

5. Auch wenn bei horizontaler Lage eine der Flanken nach oben gekehrt ist, erfolgt eine Krümmung des Perigons nach abwärts.

Dass je nach der Aufstellung sich quantitative Krümmungsunterschiede ergeben, sei hervorgehoben; ich gehe hier aber auf den Grad und auf die Ursache dieser Unterschiede nicht ein und bemerke nur, dass ich bei jeder geneigten oder horizontalen Aufstellung der Blüthen stets eine unverkennbare bis starke Abwärtskrümmung beobachtet habe.

Wohl haben schon meine bereits veröffentlichten Versuche über die *Clivia*-Blüten eine klar ausgesprochene Activität bei der Abwärtskrümmung der Perigone ergeben; es krümmten sich bei horizontaler Aufstellung die Blüten und zwar sowohl bei normaler, als inverser Aufstellung die Perigone so, dass die jeweilige Unterseite, trotz fixer Unterlage, concav wurde, die Blüte also nach abwärts gekrümmt erschien.

Die neuen Versuche bringen die Activität der Blütenkrümmung noch präciser zum Ausdrucke.

Es wurden Blütenknospen der *Clivia nobilis* horizontal fixiert und über einem mit Quecksilber gefüllten Gefäße so aufgestellt, dass die unteren Perigonblätter die Flüssigkeit nahezu berührten. Obwohl nicht unmittelbar mit dem Quecksilber in Berührung, stellten die Knospen alsbald ihr Wachsthum ein und verdarben darauf, offenbar durch die Quecksilberdämpfe geschädigt.

Um sie vor diesen zu schützen, wurde das Quecksilber bei einem neuerlichen Versuche mit einer dünnen Wasserschichte bedeckt, in welcher die Blüte sehr seicht eintauchte. Vorher wurde durch besondere Versuche constatiert, dass horizontal fixierte Blüten, über einer freien Wasserfläche aufgestellt, sich

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

nach abwärts krümmten und dabei in Wasser tauchten. Das Wasser hemmt also keineswegs die Abwärtsbewegung der *Clivia*-Blüte. In dem früher genannten Versuche, in welchem die Knospe horizontal über von Wasser überschichtetem Quecksilber sich befand, begann sie, nachdem die Perigonzipfel sich epinastisch zu krümmen anfiengen, wodurch die Öffnung der Blütenknospe bewirkt wird — es ist dies gewöhnlich der Moment, in welchem die Abwärtsbewegung des Perigons beginnt — ins Quecksilber zu tauchen. Es dringt also eine fixierte Blüte der *Clivia nobilis* bei der Abwärtskrümmung ins Quecksilber ein, wie eine geotropisch sich krümmende Wurzel. Es kann also an der Activität der Abwärtskrümmung der Perigone von *Clivia nobilis* nicht gezweifelt werden.

Aus allen diesen Versuchen geht klar hervor, dass die Abwärtskrümmung der Blüte von *Clivia nobilis* weder eine todte noch eine vitale Lastkrümmung ist. Im Einklange hiermit steht die Thatsache, dass eine starke Belastung der jungen Perigone weder den Eintritt der Krümmung beschleunigt, noch in späteren Entwickelungsstadien verstärkt. Wird eine abgeschnittene Blütenknospe am unteren Ende fixiert, in der Mitte unterstützt und am vorderen Ende ein Schälchen aufgehängt, auf welchem Gewichte aufgelegt werden, so ist, selbst wenn das ganze Gewicht (nämlich inclusive Schälchen) 26 *g*, d. i. etwa das 250fache des Gewichtes des über den Unterstützungspunkt hinaus gelegenen Theiles des Perigons beträgt, keine Krümmung des Perigons zu bemerken. Auch an dem in normalem Verbande befindlichen Perigon lässt sich durch künstliche Belastung insoweit nichts ändern, als hiedurch sich weder eine Beschleunigung noch eine Verstärkung der Abwärtskrümmung an der bis zum Wachsthumsabschluss sich weiter entwickelnden Blüte bemerkbar macht.

Die Abwärtskrümmung der ihr Wachsthum vollendenden Blüte von *Clivia nobilis* kann also nur als eine positiv geotropische Erscheinung aufgefasst werden, also als eine durch die Schwerkraft hervorgerufene Orientierungsbewegung, wobei diese Kraft aber nur als Reiz oder, genau gesagt, auslösend wirkt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

So gewiss wir aber hier eine Erscheinung des positiven Geotropismus vor uns haben, so sicher ist es, dass dieselbe vom positiven Wurzelgeotropismus verschieden ist, und gerade deshalb verdient sie die Aufmerksamkeit des Physiologen.

Der positive Blütengeotropismus, wie wir ihn an dem wachsenden Perigon der *Clivia nobilis* kennen gelernt haben, ist vom positiven Wurzelgeotropismus dadurch verschieden, dass bei ersterem die Aufnahme des Schwerkraftreizes in jener Region des Organes erfolgt, in welcher die Auslösung als Abwärtskrümmung sich einstellt. In welcher Region die Aufnahme des Schwerkraftreizes an Wurzeln sich einstellt, ist bekanntlich nicht sichergestellt. Es wird bekanntlich von einer Seite behauptet, dass die Perception des Schwerkraftreizes in der Wurzelhaube erfolgt. Von anderer Seite wird angegeben, dass das Calyptrogen die Region der Reizaufnahme repräsentiert. Wieder andere verlegen diese Region noch näher an jene Wurzelzone, in welcher die geotropische Krümmung sich factisch vollzieht. Wie dem auch sei, jedenfalls wird der geotropische Reiz in einer Zone percipiert, welche jünger ist als jene, in welcher die geotropische Krümmung vor sich geht.

Die vergleichende Untersuchung lehrt, dass der positive Wurzelgeotropismus in ganz anderer Weise zustande kommt, wie der positive Blütengeotropismus. Schon der Vergleich des Baues des Perigons mit der Wurzel lehrt, wie gleichmäßig die Entwickelung des Perigons im Verhältnisse zur Entwickelung der Wurzel vor sich geht. Die geotropische Reizbarkeit des *Clivia*-Perigons beginnt aber sehr spät, wie schon oben erwähnt, wenn dieses Organ das letzte Drittel seines Längenwachsthums durchläuft. Das Perigon erreicht eine Länge von 40 bis 45 *mm*. Bis zu einer Länge von 26 bis 30 *mm* bleibt die Blüte gerade. Wenn man nun das Perigon bis zu dieser Länge heranwachsen lässt, dabei in der vertical aufrecht oder vertical nach abwärts gerichteten Lage fixiert und dann erst in die für die geotropische Krümmung günstigste, nämlich in die horizontale Lage bringt, so vollzieht sich diese Krümmung nicht früher und nicht später, als wenn die Blüte in der horizontalen Lage von Anbeginn sich befunden hätte. Es ergeben sich hiebei

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

allerdings kleine Differenzen, welche aber doch nur als individuelle Abweichungen aufzufassen sind. Aber auch wenn man die Blüte bis zu einer Länge von 26 bis 30 *mm* in horizontaler Lage heranwachsen lässt und hierauf umkehrt, so stellt sich die geotropische Abwärtskrümmung etwa in derselben Zeit ein, als wenn die Blüte während ihrer ganzen Entwickelung mit ihrer natürlichen Oberseite nach oben gestellt gewesen wäre. Immer tritt im letzten Drittel der Längenentwickelung die positiv geotropische Krümmung ein. Man erkennt wohl, dass der positive Blütengeotropismus der *Clivia nobilis* sich seinem Verlaufe nach viel enger an den negativen Geotropismus von Stengeln oder Blüten z. B. von *Colchicum autumnale*, als an den positiven Wurzelgeotropismus anschließt.

Es ist von vornherein schon anzunehmen, dass auch der positive Geotropismus, welcher an manchen Blattorganen (Cotyledonen einiger monocotylen Pflanzen) und Stengelorganen (Rhizome einiger Pflanzen) gefunden wurde, von dem positiven Wurzelgeotropismus verschieden ist. Vergleichende Versuche über den positiven Geotropismus von Wurzeln, Blättern und Stengeln sind im Zuge. Ich hoffe, später über diese Unterschiede berichten zu können. Einstweilen sei auf verschiedene Formen des positiven Geotropismus zunächst durch den Vergleich des positiven Blütengeotropismus mit dem des positiven Wurzelgeotropismus hingewiesen.

Über die mit *Clivia miniata* angestellten Versuche kann ich mich kurz fassen. Dieselben sind durchaus negativ ausgefallen, d. h. es ließ sich bei der verschiedensten Versuchsanstellung keine Spur von positivem Geotropismus an dem Perigon dieser Pflanze auffinden. Die Wachsthumsbewegungen dieser Blüte haben einen anderen Charakter als die von *Clivia nobilis* und, wie diese durch den positiven Geotropismus, sind jene durch eine auffallend starke Epinastie der Perigonblätter ausgezeichnet, welche dahin führt, dass die Blüte dieser Pflanze sich wie die einer Lilie öffnet, während bei *Clivia nobilis* das Perigon sich nur an seinem Ende durch Epinastie der Perigonzipfel öffnet, obgleich die Blüte dieser Pflanze wie die der nahe verwandten *C. miniata* vollkommen freikronblätterig ist.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Mir schien nun der Vergleich der Perigone beider Pflanzen, welche dem Schwerkraftreiz gegenüber sich total verschieden verhalten, aus einem bestimmten Grunde interessant.

In neuester Zeit sind sehr beachtenswerte Versuche angestellt worden, um die in den geotropisch reizbaren Zellen bei dem Zustandekommen des Geotropismus stattfindenden Vorgänge in ursächlichem Zusammenhange mit der Erscheinung des Geotropismus zu bringen und damit tiefer in das Wesen dieser wichtigen Lebenserscheinung der Pflanze einzudringen.

Diese Versuche, gleichzeitig und unabhängig voneinander von G. Haberlandt und Němec unternommen, wurden angeregt durch die schon in der Einleitung berührten, im thierischen Organismus thätigen Statolithen.

Man hat die Otocysten gewisser niederer Thiere für Gehörorgane gehalten, sie sind aber neueren wohl fundierten Untersuchungen zufolge Organe, welche dem Thiere zur Erkennung der Schwerkraftrichtung dienen. Man hat sie dementsprechend in neuester Zeit passender als Statocysten bezeichnet.[1]

In diesen treten die Statolithen (früher Otolithen genannt) auf, welche durch Druck im Statocysten reizend wirken. Der Druck der Statolithen wird aber durch die Lage bedingt, welche er vermöge seines specifischen Gewichtes im Statocysten einnimmt. Auf den näheren Zusammenhang zwischen dem durch die Stotolithen in den reizbaren Organen hervorgerufenen Drucke und der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes des betreffenden Thieres kann hier nicht näher eingegangen werden.

Haberlandt[2] und Němec[3] betrachten nun die geotropisch reizbaren Zellen der Pflanzen als Statocysten, in welchen Stärkekörnchen, Krystalle und andere todte Körper als Statolithen thätig sind. Infolge ihres Eigengewichtes nehmen, wie die

---

[1] Jost, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralblatt, 1902, S. 168.

[2] G. Haberlandt, Über die Perception des geotropischen Reizes. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XVIII (1900).

[3] Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XVIII (1900).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

thatsächlichen Beobachtungen der beiden genannten Forscher gelehrt haben, diese Statolythen in den geotropisch reizbaren Zellen bestimmte Lagen ein und üben dadurch einen Druck auf bestimmte Stellen des Protoplasmas der betreffenden Zellen aus. Dieser Druck ist es, welcher unmittelbar den geotropischen Reiz ausübt, und der Ort der gereizten Stelle bedingt die Richtung der hierauf erfolgenden geotropischen Bewegung. Im Bereiche des pflanzlichen Protoplasmas ist es die Hautschichte, welche für den Druck der Statolithen empfindlich ist und also innerhalb der pflanzlichen Statocysten das reizaufnehmende Organ darstellt.

Man wird die etwa existierenden morphologischen Momente, welche, in der Zelle nachweisbar, zur mechanischen Erklärung oder, richtiger gesagt, zur näheren Kenntnis des Zustandekommens der geotropischen Reizung herangezogen werden können, wie ich glaube, am erfolgreichsten durch vergleichende Untersuchung von Objecten ausfindig machen welche bei sonstiger morphologischer Gleichheit durch ein möglichst verschiedenes geotropisches Verhalten sich auszeichnen, also z. B. durch den Vergleich des Keimstengels der Wicke (*Vicia sativa)* mit dem von *Helianthus annuus*, von welchen der erstere sehr träge, der letztere sehr rasch und energisch auf den Schwerkraftsreiz reagiert. Noch passender schien mir der Vergleich der Blüten von *Clivia nobilis* mit denen von *Clivia miniata*, denn erstere ist stark positiv geotropisch reizbar, letztere absolut gar nicht. Und doch lassen sich die Blüten beider im Knospenzustande gar nicht von einander unterscheiden und stimmen auch später im wesentlichen, anatomisch und histologisch, miteinander überein. Wenn sie, völlig erblüht, sich voneinander im Habitus auffällig unterscheiden, so liegt der Grund hiefür, wie wir weiter sehen werden, in den verschiedenen, am Schlusse der Blütenentwickelung sich einstellenden Wachsthumsbewegungen der Perigonblüten.

Die anatomische Untersuchung ergab in jenem Zustande, in welchem die geotropische Blütenkrümmung bei *Clivia nobilis* eintritt, und in dem analogen Entwickelungszustand der *Clivia miniata* folgende Inhaltskörper: Zellkerne, Stärkekörnchen,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

gelbe Farbstoffkörperchen[1] (wahrscheinlich Carotinkryställchen) und eine Spur von Krystallen von oxalsaurem Kalk. Die Stärkekörnchen treten in ersteren reichlicher als in letzteren auf, doch ist ihre Menge selbst bei der ersteren nur eine geringe. Hingegen sind die gelben Farbstoffkörperchen in den Blüten beider Pflanzen sehr reichlich vorhanden.

Bei aufmerksamer Betrachtung ließ sich aber keine bestimmte Vertheilung im Sinne der Lothrechten bei all diesen Inhaltskörpern erkennen. Kern, Stärke und Carotinkryställchen liegen im Protoplasma ohne bestimmte Orientierung zur Verticalen, und eine bestimmte Lagerung dieser Körperchen ließ sich auch nicht durch Lageänderung der betreffenden Organtheile herbeiführen. Ich will damit über die Beobachtungen und Anschauungen Haberlandt's und Nemec' nichts gesagt haben, dieselben beziehen sich ja auf ganz andere Objecte; aber in den Blüten der *Clivia nobilis* zeigte sich in keinem der Entwickelungsstadien eine Beziehung der Lage der Zellinhaltskörper zum Geotropismus, die im Protoplasma der Zellen befindlichen oben genannten Körperchen nehmen hier dieselbe indifferente, allem Anscheine nach unveränderte Lage ein wie in den nicht geotropischen Blüten von *Clivia miniata*.

Ob die geotropische Krümmung der Blüte von *Clivia nobilis* zu einer bestimmten Leistung im Leben herangezogen wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit aussagen. Aber es scheint mir, dass diese Krümmung ebenso sicher dazu beiträgt, die Blüte bis auf die kleine Apertur am äußersten Ende des Perigons geschlossen zu halten, wie die starke Epinastie der Perigonblätter die volle Öffnung der Blüte bei *Clivia miniata* herbeiführt. Die Blüte der ersteren scheint eine nur oben etwas geöffnete, sonst aber geschlossene Röhre zu bilden. Der Anschluss der Perigonblätter ist ein so inniger, dass man

[1] Die etwa tropaeolumartige gelbrothe Färbung der Blüten dieser beiden *Clivia*-Arten wird durch zweierlei Farbstoffe hervorgerufen, durch die gelben Farbstoffkörperchen, welche im Mesophyll auftreten, und durch ein Pigment, welches in gelöstem Zustande die Oberhautzellen erfüllt. Diese zeigen im Mikroskope eine lebhafte zwiebelrothe Färbung. Diese Farbstofflösung wird durch Alkalien violett, dann blau und auf Säuerezusatz lebhaft roth. Dieser Farbstoff ist mithin Anthokyon.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

geneigt ist, zu glauben, dieselben seien untereinander verwachsen, bis man sich davon überzeugt, dass die Krone vollkommen freiblättrig ist. Auch bei *Clivia miniata* liegen bis zum am Ende der Entwickelungszeit der Blüte eintretenden Auseinanderweichen der Blütenblätter dieselben so dicht aneinander, dass man eine geschlossene Perigonröhre vor sich zu haben meint. Indem aber bei *Clivia nobilis* die Kronröhre sich positiv geotropisch krümmt, wird dem Öffnen des Perigons entschieden entgegengearbeitet. So wie nämlich das obere Perigonblatt an seiner morphologischen Unterseite convex wird, so krümmt sich das untere gerade an seiner morphologischen Oberseite convex. Bei *Clivia miniata* wird am Ende des Wachsthums der Blüte jedes Perigonblatt oberseits convex, und dies führt eben zur Öffnungsbewegung der Blüte.

Man sieht, dass das Perigon von *Clivia nobilis* bei seiner geotropischen Krümmung, trotzdem es aus sechs getrennten Blättern besteht, sich so verhält wie ein einziges concentrisch gebautes Organ.

Vierter Abschnitt.

Regulierung der Zweigrichtung durch negativen Geotropismus und durch »variable Epinastie«.

Sachs[1] hat die Thatsachen über die verschiedenen Richtungen der Organe ein und derselben Pflanze unter dem Einflusse der gleichen äußeren richtenden Einflüsse in seiner klaren Weise als Anisotropie des Pflanzenkörpers zusammengefasst, wobei er die verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzenorgane diesen gleichen äußeren Einflüssen gegenüber als eine Form der Reizbarkeit der Pflanze hinstellte.

Um es durch ein Beispiel zu veranschaulichen: Der (orthotrope) Hauptstamm der Fichte richtet sich unter dem Einflusse der Schwerkraft vertical auf. Aber unter dem Einfluss

[1] Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg 1879. Derselbe, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882, S. 855 ff.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

derselben äußeren Kraft nehmen die (plagiotropen) Seitensprosse die horizontale oder eine anderweitig geneigte Lage zum Horizonte an. Die specifische Reizbarkeit des orthotropen Organes bewirkt, dass dasselbe unter dem Einflusse der Schwerkraft sich vertical aufrichtet, und die specifische Reizbarkeit der plagiotropen Seitensprosses bedingt, dass dasselbe unter dem Einflusse der Schwerkraft horizontal oder überhaupt gegen die Verticale geneigt zur Entwickelung kommt.

Sachs hat die bei der Anisotropie thätigen äußeren Kräfte (Licht, Schwerkraft, ungleiche Luftfeuchtigkeit) hervorgehoben, ist aber in Bezug auf die Betheiligung der Pflanze bei der Anisotropie über den Grundsatz der Reizbarkeit nicht hinausgekommen, wenngleich er auch die bei orthotropen und plagiotropen Organen auftretenden Structuren mit den Richtungen, welche diese Organe darbieten, in Vergleich setzt und eine gegenseitige Abhängigkeit dieser beiden nachweist.

Aber schon vor Sachs und nach ihm ist von mehreren Forschern der Versuch gemacht worden, die Erscheinung der Anisotropie physiologisch zu erklären, nämlich auf einfachere bekannte Erscheinungen zurückzuführen.

In dieser Abhandlung will ich nicht die ganze Frage der Anisotropie aufrollen, sondern mich bloß mit der Anisotropie der oberirdischen Stammorgane der Holzgewächse beschäftigen, ein an und für sich schon sehr ausgedehntes und schwieriges Problem Ich werde deshalb hier auch die Literatur nur insoweit in Betracht ziehen, als es sich um die Anisotropie der Verzweigung des Stammes der Holzgewächse handelt.

Zuerst hat sich Frank[1] mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigt. Das Endergebnis seiner Untersuchung war folgendes: Der Hauptstamm hat die Eigenschaft, sich unter dem Einflusse der Schwerkraft aufzurichten und in dieser verticalen Lage das Gleichgewicht zu finden (negativer Geotropismus). Hingegen haben die Nebenachsen die specifische Eigenschaft, unter dem Einfluss der Schwerkraft in horizontaler Lage das Gleichgewicht zu erreichen (Transversalgeotropismus).

---

[1] Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen. Leipzig 1870.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Während Frank die Lage des Hauptstammes, beziehungsweise der Zweige als ausschließliche Folge des Geotropismus betrachtet, hat de Vries[1] einen neuen, sehr fruchtbaren Gedanken in diese Frage eingeführt, indem er auf die in der Organisation der Pflanze begründete Fähigkeit schiefer Sprosse, an der morphologischen Oberseite, beziehungsweise an der morphologischen Unterseite stärker zu wachsen, hinwies und den Transversalgeotropismus durch Zusammenwirken von negativem Geotropismus und der specifischen Ungleichseitigkeit des Längenwachsthums der Sprosse, in manchem Falle auch unter Mitwirkung des Zweiggewichtes erklärt. Das verstärkte Wachsthum an der morphologischen Oberseite bezeichnet de Vries als Epinastie, das verstärkte Wachsthum an der morphologischen Unterseite der Organe als Hyponastie. Seine Studien betreffen allerdings hauptsächlich die Laubblätter (und besonders deren Rippen und Stiele). Aber aus seinen, wenn auch nicht zahlreichen Beobachtungen über Sprosse an Holzgewächsen kann man klar seiner Auffassung entnehmen, dass die natürliche wagrechte oder schiefe Richtung an Zweigen der Holzgewächse auf ein Zusammenwirken von negativem Geotropismus einerseits und Epinastie, beziehungsweise Hyponastie und Zweiggewicht anderseits zurückzuführen sei. Die Versuche sind nicht stets einwandfrei, sofern nur mit abgeschnittenen, beziehungsweise (Blattrippen) ausgeschnittenen Pflanzentheilen operiert wurde und die Gegenwart des negativen Geotropismus, beziehungsweise des positiven nicht durch Klinostatenversuche sichergestellt wurde.

Die Ursachen der Richtung der Zweige unserer Holzgewächse aufzufinden, hat mich durch viele Jahre beschäftigt und, soweit ich mich über diesen Gegenstand öffentlich geäußert habe, stimmte ich soweit dem Gedankengang de Vries' zu, als ich in der factischen Zweiglage ein Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Nastieen erblickte.

Ehe ich auf meine diesem Gegenstand gewidmeten Untersuchungen eingehe, habe ich noch einer ausführlichen ein-

---

[1] Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile, in Sachs Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg 1871.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

schlägigen Arbeit Erwähnung zu thun, welche von Baranetzky in jüngster Zeit veröffentlicht wurde. [1]

Die Auffassung dieses Autors weicht principiell sowohl von der Ansicht Frank's, als von jener de Vries' ab. Um es gleich kurz zu sagen, verwirft er, wenigstens mit Rücksicht auf die Zweige der Holzgewächse, einen selbständigen Transversalgeotopismus. Eine Annäherung an de Vries ist insoferne vorhanden, als Baranetzky in der factischen Zweigrichtung eine Resultierende von negativem Geotropismus und einer »Gegenwirkung« findet; aber unter dieser Gegenwirkung ist nicht die Epinastie im Sinne von de Vries zu verstehen. Es ist nicht leicht, vollständig dem Gedankengang Baranetzky's zu folgen. In der ungemein ausgedehnten, mit zahllosen Details überladenen Abhandlung wird die »Gegenwirkung« exemplificiert. Soweit ich den Autor verstehe, geht seine Grundauffassung dahin, dass jede auf irgend eine Weise an den Sprossen entstehende Krümmung in eine Gegenkrümmung umgewandelt wird, welche demselben Schicksale verfällt, bis durch mehrere solcher antagonistischen Krümmungen die Geradstreckung des Sprosses erfolgt. Wenn beispielsweise ein geotropisch gekrümmter Zweig von *Philadelphus coronarius* auf den Klinostaten gebracht wird, so gleicht sich zunächst die Krümmung aus, um alsbald in die entgegengesetzte überzugehen. Dieses Spiel wiederholt sich mehrmals, bis endlich mehr oder weniger vollständige Geradstreckung des Sprosses eingetreten ist (S. 145). Dasselbe Resultat erhielt Baranetzky mit geotropisch gekrümmten Sprossen von *Aesculus hippocastanum* und *Acer platanoides*.[2] Der Verfasser fasst selbst (S. 159) seine Versuche folgendermaßen zusammen:

---

[1]) Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora, Bd. 89 (1901), Ergänzungsband, S. 138 bis 239.

[2] Auf die von Baranetzky mit Epicotylen von *Phaseolus multiflorus* vorgenommenen Versuche gehe ich, da sie nach meiner Ansicht von der Hauptfrage weitab liegen, hier nicht ein. An den Epicotylen dieser Pflanze kommen infolge undulierender Nutation factisch Gegenkrümmungen vor, welche ich lange vor Baranetzky nicht nur ausführlich beschrieben, deren mechanisches Zustandekommen ich auch zu erklären versucht habe. Baranetzky hat meine diesbezüglichen Arbeiten übersehen. Kurz zusammen-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

1. Jedes einseitige Wachsthum des Stengels ruft bei vielen und zumal den Holzarten sogleich ein Streben zum beschleunigten Wachsthum auf der entgegengesetzten Seite hervor, infolgedessen wird

2. jede Krümmung am Klinostaten zum Ausgangspunkte für eine ganze Reihe der abwechselnden Wachsthumsschwankungen auf den entgegengesetzten Stengelseiten in der Ebene der ursprünglichen Krümmung.

3. Bei der Bildung jeder Krümmung entsteht eine Gegenwirkung, welche schließlich die unmittelbare Wirkung des die Krümmung hervorrufenden Factors überwinden und die Krümmung wieder vermindern kann.

Aus diesen Daten ist zu ersehen, dass die Wachsthumskrümmungen, welche Baranetzky heranzieht, um die natürliche Zweigrichtung zu erklären, mit der Epinastie und Hyponastie im Sinne von de Vries nichts zu thun haben. De Vries versteht unter Epinastie und Hyponastie spontane Nutation d. h. durch ungleiches Längenwachsthum hervorgerufene Krümmungen, welche in der Organisation der Pflanze begründet und erblich festgehalten sind. Die von Baranetzky angegebenen »Gegenkrümmungen« sind aber nicht spontaner, sondern paratonischer Art, d. h. die Krümmung wird durch eine vorangegangene Krümmung von entgegengesetzter Richtung hervorgerufen. Man kann seine Auffassung nicht anders ausdrücken, als in der Weise, dass eine bestimmte Krümmung als Wachsthumsreiz wirkt, welcher ein verstärktes Wachsthum an der der Krümmung entgegengesetzten Seite des Organs induciert.

Dass Baranetzky eine total andere Auffassung in Betreff der Epinastie hat als de Vries, sagt er (S. 165) ausdrücklich in folgenden Worten: »In Wirklichkeit ist aber die physiologische Natur der sogenannten Epinastie der Baumtriebe eine ganz andere (als die von de Vries angegebene). Die Eigenschaft

---

gefasst finden sich die Resultate meiner auf undulierende Nutation bezugnehmenden Untersuchungen in der 4. Auflage meiner Anatomie und Physiologie der Pflanzen (Wien 1898) S. 290. Daselbst auch ein Hinweis auf die betreffende Literatur.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

des überwiegenden Wachsthumes ist nicht etwa an eine bestimmte Seite des Triebes gebunden, vielmehr jedesmal, wenn der Trieb in einer geneigten Lage sich entwickelt, erhält er (bei dem vorliegenden physiologischen Typus *[Prunus Padus]*) das Bestreben, stärker auf seiner physikalischen Oberseite zu wachsen. Die so bevorzugte Seite des Triebes ist aber keineswegs ein für allemal bestimmt, und kann im Laufe der Entwickelung des Triebes das stärkste Wachsthum nach Belieben auf seinen verschiedenen Seiten hervorgerufen werden; außerdem kann bei gewissen Entwickelungsbedingungen das Streben zum stärkeren Wachsthum auf einer gewissen Seite auch vollkommen verloren gehen.« »Die Epinastie von de Vries« — heißt es S. 166 weiter — »wenigstens insoferne sie die Triebe der Holzpflanzen betrifft, ist also nichts anderes als das Streben zur Bildung der entgegengesetzten Krümmung, welches den Seitentrieben, wie den Gipfeltrieben der Hauptstämme in gleicher Weise eigen ist. In der Rectipetalität[1]) von Vöchting und der Epinastie von de Vries haben wir somit im Grunde eine und dieselbe Erscheinung vor uns, welche nur bei verschiedenen Umständen beobachtet wurde.«

Der Gipfeltrieb des Hauptstammes (Rosskastanie, Ahorn) soll sich physiologisch von den Seitentrieben nicht unterscheiden, denn, wenn ersterer horizontal gelegt wird, so hat er zumeist nicht die Fähigkeit, sich vollständig vertical aufzurichten, er unterliegt wie ein Seitenspross einer Gegenkrümmung, welche bewirkt, dass er, anfänglich bis etwa zu 50 bis 60° aufgerichtet, wieder so weit zurückgeht, dass er nur mehr 30 bis 40° über dem Horizonte zu liegen kommt (S. 168 und 179).

Noch möchte ich in Bezug auf die von Baranetzky gegebene Interpretation des Begriffes Epinastie bemerken, dass er rücksichtlich der Linde, Ulme und physiologisch ähnlich sich verhaltender Gewächse zugesteht, dass diesen eine »physiologische Bilateralität, nämlich Epinastie« zugeschrieben werden müsse; allein auch hier ist nicht die Rede von

[1] Über das, was Vöchting als Rectipetalität bezeichnet, siehe oben S. 756.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Epinastie im Sinne von de Vries, denn es wird ausdrücklich gesagt (S. 188), dass diese Epinastie an keine morphologisch bestimmte Seite des Triebes gebunden ist, sondern jedesmal seiner physikalischen Oberseite zukommt.

Sehr originell sind Baranetzky's Studien über das ungleichmäßige Längenwachsthum der secundären Holzelemente (S. 220 ff.), durch welche der Verfasser versucht, die merkwürdige Lageänderung, welche die anfangs aufrechten Triebe der Föhre darbieten, und ähnliche Lageänderungen, welche an älteren nicht mehr dem Längenwachsthum unterworfenen Asttheilen zu beobachten sind, zu erklären. Er kann sich nicht der Anschauung Hofmeister's anschließen, welcher in diesen Lageänderungen bloß Belastungsphänomene erblickt,[1] und hält die Erscheinung für ein actives (physiologisches) Phänomen. Eben um die active Natur dieser Lageänderungen darzulegen, untersucht er das Verhältnis des Längenwachsthums der secundären Holzelemente auf der Ober- und Unterseite der Äste verschiedener Nadel- und Laubgewächse. Dieser Gegenstand liegt aber vom Thema dieses Abschnittes so weit ab, dass ich auf denselben hier nicht näher eingehen werde.

Ich glaube, die Anschauungen, welche ich mir über das Zustandekommen der Zweigrichtungen der Holzgewächse auf Grund meiner Beobachtungen und Experimente gebildet habe am klarsten zum Ausdruck zu bringen, wenn ich dieselben gleich hier, nachdem ich die betreffenden von Sachs, Frank, de Vries und Baranetzky aufgestellten Erklärungsversuche kurz vorgeführt habe, in knapper Zusammenfassung vorführe, um sofort die Punkte zu bezeichnen, in welchen ich mit meinen Vorgängern übereinstimme und in welchen ich von ihnen abweiche. Erst nach dieser Gegenüberstellung will ich auf Grund meiner Beobachtungen und Experimente die von mir vertretene Anschauung begründen.

---

[1] Dass die jungen, vollkommen vertical aufgerichteten Jahrestriebe der *Pinus*-Arten nicht durch ihr eigenes Gewicht allein in die spätere geneigte Lage gelangen können, habe ich für *Pinus Laricio* nachgewiesen. Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft. 1902.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

In der von Sachs zur Verdeutlichung der Anisotropie aufgestellten Reizhypothese ist selbstverständlich ein Erklärungsversuch nicht zu erblicken.

Gegen die Auffassung von Frank, dass die horizontale oder geneigte Lage der Seitensprosse eines Holzgewächses auf Transversalgeotropismus (beziehungsweise Transversalheliotropismus) beruhe, habe ich mich stets ausgesprochen.

Hingegen nähere ich mich in einem wesentlichen Punkte der Auffassung de Vries'. Auch ich erblicke in dem Zusammenwirken von Epinastie und negativem Geotropismus (eventuell unter Mitwirkung von Belastung) das Zustandekommen der natürlichen Zweigrichtung. Wie ich das Zustandekommen der Epinastie und wie ich die Betheiligung derselben als Gegenwirkung zum negativen Geotropismus mir denke, werde ich später auseinanderzusetzen haben. Hier will ich nur auf einen wichtigen zwischen de Vries und mir bestehenden Differenzpunkt hinweisen: Für die Richtung der Zweige kommt nach meiner Ansicht wohl Epinastie, niemals aber Hyponastie in Betracht. Die Zweigrichtung ist nach meinen Untersuchungen vom negativen Geotropismus abhängig, welcher wohl durch Epinastie, niemals durch Hyponastie reguliert wird. Ich habe eine große Zahl von Holzgewächsen in dieser Richtung untersucht: Das Auftreten der Epinastie (an Seitensprossen) ist ein regelmäßiges Vorkommen; niemals konnte ich aber Hyponastie wahrnehmen. Diejenigen Fälle von Seitensprossen, welche von de Vries als hyponastisch angesprochen werden, haben sich nach meinen Untersuchungen als epinastisch erwiesen. Doch darauf komme ich erst später.

Wenn ich in Bezug auf thatsächliche Beobachtungen mich mit Baranetzky vielfach in Übereinstimmung befinde, so ist doch meine Grundauffassung über das Zustandekommen der Zweigrichtung von der seinen vollkommen verschieden.

Vor allem gibt es für mich bei Zweigen von Holzgewächsen keine andere »Gegenkrümmung« als die Epinastie, so zwar, dass die Regulierung der Zweigrichtung nur dadurch zustande kommt, dass dem negativen Geotropismus Epinastie entgegenwirkt. Nach Baranetzky gibt es aber keine Epinastie im Sinne von de Vries, sondern alle Krümmungen der Zweige sind die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Folge von vorhergegangenen Krümmungen der Zweigaxe. Da aber nach Baranetzky ein verstärktes Längenwachsthum an einer morphologisch bestimmten Seite der Sprossaxe als angeborene Eigenschaft nicht existiert, so kann eine Krümmung einer von Natur geneigt zur Entwickelung gelangten Sprossaxe nur entweder eine Lastkrümmung oder eine negativ geotropische sein. Soweit ich Baranetzky verstehe, spielen die Lastkrümmungen an solchen Axen keine oder nur eine untergeordnete Rolle, so dass also alle Krümmungen der Seitensprosse auf anfänglich negativen Geotropismus zurückzuführen wären. Die hiedurch erfolgte Krümmung führt zur Gegenkrümmung, diese wieder, und so fort, bis schließlich eine Geradstreckung der Axe die Folge ist. Eine solche gerade gestreckte Axe soll aber nach Baranetzky selbst nach Abschluss des Längenwachsthums noch die Fähigkeit haben, sich negativ geotropisch aufzurichten. Nach Baranetzky sollen sogar noch zwei- bis dreijährige Sprossaxen (Fichte, Linde) die Fähigkeit haben, sich negativ geotropisch zu krümmen (l. c. S. 213). Nach meinen Beobachtungen ist nach Beendigung des Längenwachsthums an Sprossaxen kein negativer Geotropismus zu bemerken. Hingegen stimme ich Baranetzky zu, wenn er angibt, dass sehr stark herangewachsene Sprossaxen an ihrem rückwärtigen Ende infolge der Last am vorderen (jungen) Ende häufig nach abwärts gekrümmt sind. In diesem Falle geht der Seitenast an der Ursprungsstelle häufig nach abwärts und erscheint am vorderen Ende wieder (infolge von zur Zeit des Längenwachsthums eingetretenen negativen Geotropismus) nach aufwärts gekrümmt. Aber sowohl bei der Fichte, als bei der Linde ist das jüngste Zweigende wieder nach abwärts gekrümmt, was ich als Epinastie im Sinne von de Vries erkläre, während Baranetzky hierin eine Wachsthumsbeförderung erblickt, welche von der specifischen Organisation der Sprosse insofern unabhängig sein soll, als nicht die morphologische, sondern die physikalische Oberseite des Sprosses einem verstärkten Wachsthume verfällt.

Den verwickelten Darlegungen Baranetzky's stelle ich ein höchst einfaches, auf ein vielleicht nicht geringeres Beobachtungsmateriale basiertes Schema gegenüber: Für die Zweig-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

richtung kommen physiologisch nur zwei Momente in Betracht, der negative Geotropismus und die demselben stets entgegenwirkende Epinastie. Belastungsverhältnisse stelle ich keineswegs in Abrede, aber ich erwähne dieselben nicht weiter, da es sich hier bloß um physiologische Momente handelt, nicht um roh mechanisch wirkende, die ich indes bereits im ersten Abschnitte erörtert habe. Inwieweit vitale Lastkrümmungen an Seitensprossen von Holzgewächsen nachweislich sind, wird in diesem Abschnitte noch zur Sprache kommen.

Meine Beobachtungen über die Epinastie an Sprossaxen erfordern es, den Begriff dieser Wachsthumserscheinung genau zu präcisieren.

Ich verstehe unter Epinastie das verstärkte Längenwachsthum an der Oberseite des Sprosses. Die Regel ist, dass die Epinastie eine erblich festgehaltene Nutationsform darstellt. Bei dieser ererbten Epinastie ist es die morphologische Oberseite der Sprosse, welche ein verstärktes Wachsthum aufweist. Wenn von Epinastie kurzweg die Rede ist, so ist diese ererbte Epinastie gemeint, sie bildet auch den gewöhnlichen Fall. An Sprossen von Holzgewächsen kommt aber auch eine Form der Epinastie vor, welche wir bereits an dem Blütenstiel des Mohns kennen gelernt haben, wo die physikalische Oberseite im Längenwachsthume gefördert erscheint. Wir werden dieselbe später als (in der Ontogenese) erworbene Epinastie von der ererbten unterscheiden.

Man erkennt die Epinastie, wenn man den Spross in umgekehrter Lage sich entwickeln lässt, aber mit seiner morphologischen Unterseite nach oben gewendet.

Ich nehme z. B. einen in Wachsthum begriffenen Spross von *Deutzia scabra*, welcher in horizontaler Lage zur Entwicklung kam, und drehe denselben um, so dass seine morphologische Oberseite nach unten zu liegen kommt. Sowohl im Lichte, als im Dunklen krümmt sich dieser Spross an seinem Ende empor, und man wäre geneigt, diese Krümmung als eine negativ geotropische anzusehen. Das ist sie in der That auch, aber in Combination mit Epinastie. Denn ich sehe, dass die Krümmung über die Verticale hinausgeht, der Zweig sich also

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

zurückkrümmt. Die Zurückkrümmung kann so weit gehen, dass das umgewendet wachsende Stück die horizontale Richtung erreicht. Immer, wenn ein solcher umgewendeter Spross die Verticale überschreitet, schließe ich auf Epinastie. Ich finde dann immer unter Anwendung des Klinostaten meine Schlussfolge bestätigt. Wenn ich einen in Wachsthum begriffenen Spross von *Deutzia scabra* auf den Klinostaten bringe und bei horizontaler Drehungsaxe so aufstelle, dass die Spitze des Sprosses einen verticalen Kreis beschreibt, so finde ich, dass derselbe an seiner morphologischen Oberseite stark convex wird. Da der Geotropismus durch die Drehung um die horizontale Axe ausgeschlossen ist, so muss die Epinastie zum verstärkten Ausdruck kommen. Auch wenn ich auf dem Klinostaten, wieder bei horizontaler Drehaxe, den Spross um seine eigene Axe drehen lasse, tritt die Epinastie hervor. Ich muss hier einschalten, dass man diese Versuche sehr gut mit abgeschnittenen Zweigen machen kann, wenn man das untere Sprossende derselben constant unter Wasser hält.

Ich habe mit den Zweigen zahlreicher Holzgewächse in ähnlicher Weise experimentiert. Ich nenne von Versuchspflanzen hier einstweilen: Linde, Ulme, horizontal wachsende Triebe der Rose, *Weigelia rosea*, *Philadelphus coronarius*, *Goldfussia anisophylla*, *Prunus Padus*, Fichte, Tanne, Eibe. Ich habe stets auf doppelte Weise die Anwesenheit der Epinastie constatiert, durch umgekehrte Aufstellung und durch Rotationsversuche. Da die Epinastie das Längenwachsthum auf der morphologischen Oberseite und bei normaler Lage der negative Geotropismus das Längenwachsthum auf der entgegengesetzten Seite fördert, so wird man verstehen, dass durch das Entgegenwirken dieser beiden Wachsthumsförderungen die horizontale oder zum Horizonte geneigte Lage des Sprosses zustande kommen muss.

Nach de Vries' Darstellung hat es den Anschein, als würde die Epinastie wachsender Sprossaxen ein sehr stabiles Verhältnis sein. Alle meine diesem Gegenstande gewidmeten sehr eingehenden Untersuchungen haben zu dem Resultate geführt, dass der Grad der Epinastie selbst bei den Sprossaxen ein und derselben Holzart ein höchst wechselvoller ist. Um diese in biologischer Beziehung wichtige Veränderlichkeit der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Epinastie dem Leser möglichst eindringlich vorzuführen, wähle ich für diese Erscheinung den Ausdruck variable Epinastie.[1]

Diese Erscheinung tritt uns in zweierlei Formen gegenüber: Wenn ich verkümmerte oder schwach sich entwickelnde Stöcke von *Goldfussia anisophylla* untersuche, so finde ich, dass sie das Streben haben, sich vertical zu erheben. Die am Sprossende der normalen Pflanze direct erkennbare Epinastie ist hier gewöhnlich nicht oder nur sehr undeutlich zu sehen. An Sprossen von mittlerer Wachsthumsintensität ist diese epinaste Krümmung sehr schwach ausgeprägt. Aber an Stöcken, welche in außergewöhnlich kräftiger Entwicklung begriffen sind, ist die Tendenz zur vollkommen verticalen Entwickelung erkennbar und auch hier tritt die Epinastie am Sprossende wenig deutlich hervor. Die Stöcke mittlerer Entwickelungsstärke sind am auffallendsten epinastisch. Mit dem Sinken der Wachsthumsstärke hört die Epinastie auf und es hat den Anschein, als würde mit großer Steigerung der Wachsthumsstärke wieder ein Abnehmen der Epinastie eintreten.

Legt man Sprosse dieser Pflanze von mittlerer Entwickelungsstärke derart horizontal, dass die großen Blätter dieser auffallend anisophyllen Pflanze nach unten zu liegen kommen, so erfolgt erst nach einigen Tagen eine schwache geotropische Erhebung bis zu 40 ° oder sie unterbleibt auch gänzlich. Werden aber die Sprosse umgekehrt, so tritt eine rasche Aufrichtung derselben ein. Schon nach 1 bis 2 Tagen stehen die Sprosse aufrecht und es überschreitet der aufgerichtete Spross die Verticale, sich im Bogen nach abwärts krümmend, zum Beweis, dass er epinastisch ist. Sprosse, welche in träger Entwickelung sich befinden, zeigen ein anderes Verhalten. Ob man sie mit der Ober- oder Unterseite nach oben horizontal gelegt hat, in jedem Falle richten sie sich zwar langsam, aber vollkommen vertical auf, und das Überhängen des Zweigendes unterbleibt oder ist nur schwach angedeutet, zum Beweise, dass diese unterdrückten Sprosse nicht oder nur in sehr geringem Grade epinastisch sind. Ein ähnliches,

[1] Über variable Epinastie habe ich zuerst in den Berichten der deutschen Botan. Gesellschaft, Bd. XX (1902) Mittheilung gemacht.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

wenn auch nicht so klares Verhalten zeigen Sprosse von ausnehmend großer Entwickelungsenergie; auch in diesen erscheint die Epinastie im Vergleiche zu Sprossen mittlerer Entwickelungsenergie stark herabgesetzt.

Goldfussia anisophylla ist kein sehr leicht zugängliches Object, auch ist es nicht das beste Beispiel der »variablen Epinastie«. Aber es ist jener Fall, welcher mir zuerst in Bezug auf diese merkwürdige Erscheinung entgegentrat, weshalb ich ihn in den Vordergrund stelle. Indes verdient er noch aus einem anderen Grunde besonders hervorgehoben zu werden: weil hier eine Vereinigung von Epinastie mit Dorsiventralität vorkommt, welche erblich festgehalten ist und auf keine Weise vollständig aufzuheben ist, also fortwährend echte Epinastie im Sinne von de Vries vorliegt, welche dauernd an die morphologische Oberseite der Sprosse geknüpft ist, eine Art der Epinastie, welche Baranetzky nicht zuzugeben scheint, indem er überall dort, wo die Oberseite eines Sprosses im Wachsthume gefördert erscheint, dieses Verhalten nur für die physikalische und nicht für die morphologische Oberseite gelten lässt.

Ich gehe nun zu einem anderen Beispiele »variabler Epinastie« über, welches nicht nur sehr leicht zugänglich ist, sondern die Erscheinung noch in eclatanterer Weise offenbart als *Goldfussia anisophylla*. Ich meine die Ulme *(Ulmus campestris* und *U. effusa)*.

Ich habe eingetopfte Exemplare von Ulmen unter sehr verschiedenen Wachsthumsbedingungen vom ersten Beginne der Belaubung an cultiviert und hatte Stöcke von sehr verschiedener Wachsthumsenergie vor mir. Es war sehr augenfällig, dass an den kräftigsten Stöcken die sich entwickelnden Seitensprosse die Tendenz zur horizontalen Weiterentwickelung zeigten, während an den am meisten zurückgebliebenen Sprossen die Triebe sich vertical nach aufwärts entwickelten. Besonders lehrreich waren jene Stöcke, an welchen die Mehrzahl der Sprosse sich gut, andere, zumeist in der Nähe des Stammgrundes befindliche sich langsam und verkümmernd entwickelten. Die ersteren wuchsen horizontal weiter, die letzteren erhoben sich langsam, aber fast vollständig vertical. Wurden diese Stöcke umgekehrt, so krümmten sich die bekanntlich stets nach abwärts nickenden

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Enden der kräftigen Sprosse empor (infolge von Epinastie, worauf ich weiter unten noch zu sprechen komme), drehten sich aber bald, so dass wieder die morphologische Oberseite nach oben zu liegen kam, und wuchsen dann wieder in etwa horizontaler Richtung weiter. Die verkümmernden Sprosse wendeten sich aber bei der inversen Stellung aufwärts und erreichten wieder nahezu die verticale Lage. (Taf. I.)

Ich werde dieses verschiedene Verhalten der in verschieden energischem Wachsthum begriffenen Sprosse der Ulme sogleich erklären, es ist aber vorerst erforderlich, zu beweisen, dass Ulmensprosse von mittlerer Wachsthumsenergie epinastisch sind.

Das vordere Ende eines Ulmensprosses ist bekanntlich nach abwärts gekrümmt. Diese Abwärtskrümmung ist in erster Linie, wie wir gleich sehen werden, eine epinastische, aber das jüngste Ende zeigt in geringem Grade die Erscheinung der (vitalen) Lastkrümmung, was namentlich bei starker Transpiration der Sprosse erkennbar wird. Diese jüngste der Lastkrümmung unterworfene Partie zeigt keine Spur von (negativem) Geotropismus. Wie dieser sich deutlich einstellt, ist auch schon Epinastie vorhanden, wie folgender Versuch lehrt, den man leicht auch mit abgeschnittenen (noch im Wachsthume befindlichen) Sprossen ausführen kann. Werden solche Sprosse, die mit dem Schnittende des Zweiges in Wasser tauchen, mit der morphologischen Oberseite nach oben horizontal gestellt, so wachsen sie (mit nickendem Ende) horizontal weiter. Werden solche Sprosse aber mit der morphologischen Oberseite nach unten in die horizontale Lage gebracht, so krümmen sie sich nach aufwärts, manchmal, zum Zeichen, dass die Epinastie die Ursache der starken Aufwärtskrümmung bei umgekehrter Lage ist, sogar über die Verticale hinaus. Aber dieses starke Zurückkrümmen (gegen das untere Zweigende hin) kann auch unterbleiben, und doch ist Epinastie die Ursache der Krümmung. Denn lässt man in der oben bezüglich *Deutzia scabra* angeführten Weise die Ulmensprosse am Klinostaten rotieren, so tritt mit großer Schärfe die reine epinastische Krümmung auf. Dass der mit seiner morphologischen Oberseite nach oben gekehrte horizontal aufgestellte Spross horizontal weiterwächst, während

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der umgekehrt orientierte sich in starkem Bogen erhebt, wird nunmehr verständlich. In normaler Lage wirkt dem negativ geotropisch emporstrebenden Sprosse die Epinastie, d. i. das verstärkte Wachsthum der Oberseite entgegen, und es wird ein Gleichgewichtszustand geschaffen, welcher zur beiläufig horizontalen Entwickelung der Sprosse führt. In umgekehrter Lage, wenn also die epinastische Seite zur Unterseite wird, welche durch den negativen Geotropismus im Wachsthum gefördert wird, müssen sich die früher antagonistisch wirkenden Kräfte summieren und die Emporkrümmung der Sprosse bewirken.

Ich schalte hier die Frage ein: Wie kann bei umgekehrter Stellung die Emporkrümmung der Ulmensprosse zur Geltung kommen, wenn nicht die morphologische Oberseite den Sitz der Epinastie bildet? Nicht die physikalische, wie Baranetzky meint, sondern die morphologische Oberseite ist das maßgebende. Denn immer, wenn die morphologische Oberseite bei horizontaler Richtung der Sprosse oben zu liegen kommt, wächst der Spross horizontal weiter, und immer, wenn die morphologische Oberseite nach unten zu liegen kommt, erfolgt die Emporkrümmung.

Es kann also wohl keinem Zweifel unterliegen, dass normal sich entwickelnde Sprosse der Ulme mittlerer Entwickelungsstärke epinastisch sind. Ich muss aber bei der Epinastie der Ulmensprosse noch einen Augenblick verweilen, weil gerade de Vries für dieselbe Hyponastie in Anspruch nimmt, desgleichen für *Prunus avium* und *Evonymus verrucosus*. Aber in diesen beiden letzten Fällen liegen die Verhältnisse genau so wie bei *Ulmus*. De Vries ließ sich durch die infolge der Belastung der Sprosse durch das Laub eintretende Krümmung, welcher nach Entfernung des Laubes eine nach entgegengesetzter Richtung gehende Entlastungskrümmung folgt, vielleicht auch durch die später eintretende geotropische Aufrichtung der nach abwärts gekrümmten Zweigenden irreleiten. Ich brauche auf diesen Gegenstand nicht näher einzugehen, da bereits Baranetzky[1] nachgewiesen hat, dass in all diesen Fällen keine Hyponastie, sondern Epinastie im Sinne seiner

[1] L. c. S. 199.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Auffassung dieses Phänomens stattfindet, und möchte bei dieser Gelegenheit nochmals bemerken, dass ich in keinem einzigen Falle bei Zweigen die Hyponastie in Combination mit negativem Geotropismus habe treten sehen.

Ulmensprosse mittlerer Wachsthumsenergie sind also ausgesprochen epinastisch und nicht hyponastisch. So erklärt es sich, dass sie die Tendenz zur horizontalen Weiterentwickelung besitzen. Es wird nunmehr aber verständlich sein, dass die verkümmernden Ulmensprosse sich vertical aufrichten. Dies wird nur dadurch ermöglicht, dass sie nicht oder mit Rücksicht auf die schwache Convexkrümmung der Sprossenden, muss man hinzufügen, in sehr geringem Grade epinastisch sind.

Nun lässt sich aber auch zeigen, dass die Ulmensprosse mit außergewöhnlicher Steigerung der Wachsthumsstärke ihre Epinastie ganz oder nahezu einbüßen. Wird der Hauptstamm der Ulme gefällt, so kommen die sogenannten Lohdentriebe zur Ausbildung, welche sich durch ungemein kräftiges Wachsthum auszeichnen, was sich nicht nur in der Stärke der Internodien, sondern sehr häufig in der abnormen Größe der Blätter ausspricht. Diese übermäßig starke Entwickelung der Lohdentriebe wird verständlich, wenn man den starken Zufluss von Reservestoffen zu denselben seitens des Hauptstammes beachtet. Die Reservestoffe des Hauptstammes, welche für zahllose Knospen bestimmt sind, werden nun für eine kleine Zahl von Knospen disponibel und bedingen deren außergewöhnlich starke Ernährung. Auch an kräftigen Seitenästen, welche abgesägt werden, kommen solche stark ernährte Sprosse zum Vorschein. Sie stehen oft dem aus dem Hauptstamme hervorgehenden Lohdentriebe an Kraft der Entwickelung nicht nach. Diese Lohdentriebe schießen aber vertical auf, und nur an den Enden ist gewöhnlich in schwachem Grade die Tendenz zu einer epinastischen Krümmung zu bemerken. Vergleicht man die Wachsthumsenergie der Sprosse mit dem Grade der Epinastie, welche dieselben darbieten, so kommt man zu dem Resultate, dass die Epinastie an Sprossen mittlerer Wachsthumsenergie ihr Maximum erreicht und sowohl mit dem Sinken, als mit dem Steigen der

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Wachsthumsenergie sinkt, um endlich vollkommen oder nahezu zu erlöschen.

Der regulierende Einfluss der Epinastie bei dem Zustandekommen der natürlichen Zweigrichtung wird durch diese Darlegungen wohl klargelegt erscheinen. Die Bedeutung der Epinastie als Regulator der Zweigrichtung macht ihren variierenden Charakter begreiflich. Je nach Bedarf hat die Epinastie dem negativen Geotropismus entgegenzuwirken. Die biologische Bedeutung der Epinastie liegt zunächst darin, die Zweigrichtung horizontal zu machen oder zweckentsprechend gegenüber der Richtung des Hauptstammes zu verändern. Wo für den Organismus die Aufrichtung des Zweiges nothwendig wird, tritt die Epinastie zurück oder hört ganz auf. Diese Beziehungen werde ich später durch einige eclatante Fälle darlegen. Hier will ich nur, an die schon mitgetheilten, bei der Ulme angestellten Beobachtungen anschließend, darauf hinweisen, dass das Aufhören der Epinastie an den Lohdentrieben diese ihrer Bestimmung zuführt, den Hauptstamm zu substituieren. Aber auch das Aufhören der Epinastie bei verkümmerten Sprossen kann als Vortheil für diese angesehen werden, weil sie bei verticaler Weiterentwickelung und horizontaler Ausbreitung des Laubes in Vortheil gesetzt werden, und so die Möglichkeit gegeben ist, dass sie wieder zur normalen Weiterentwickelung gelangen.

Nach meinen zahlreichen an Holzgewächsen angestellten Untersuchungen wechselt der Grad der Epinastie mit dem Entwicklungszustande und, wie bereits mitgetheilt, mit der allgemeinen Wachsthumsenergie der betreffenden Sprosse. Wo Epinastie von mir beobachtet wurde, nimmt sie, entsprechend ihrem regulierenden Charakter, die Form der »variablen Epinastie« an. Diese Erscheinung ist im Pflanzenreiche weit verbreitet, und es kann nicht wundernehmen, dass Baranetzky, welcher ja sehr umfassende Untersuchungen über die Ursachen der Zweigrichtung angestellt hat, derselben mehrfach begegnete. So heißt es S. 190: »Die Beobachtung des Entwickelungslaufes (der Lindensprosse) zeigt aber weiter, dass mit dem Alter der Internodien ihre epinastische Eigenschaft allmählich schwächer wird. Das ist nicht bloß daraus ersichtlich, dass bei einem in Entwickelung begriffenen Triebe (der Linde) nur ein geringer

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Theil fortwährend abwärts gekrümmt bleibt, sondern noch mehr daraus, dass am Klinostaten die Ausgleichung der epinastischen Krümmung nur im älteren Theile des Triebes erfolgt« und S. 191 wird nochmals gesagt, »dass die Epinastie bei den Trieben der Linde nur im jungen Alter der Internodien bestehen bleibt«. Es hat also in einzelnen Fällen Baranetzky den wechselnden Grad der Epinastie beobachtet, ohne aber die große, ausschlaggebende Bedeutung der »variablen Epinastie« erkannt zu haben. Es ist indes hier noch daran zu erinnern, dass Baranetzky den Begriff der Epinastie anders fasst als ich, zunächst im Anschlusse an de Vries. Trotzdem stimmen aber thatsächlich die factischen Beobachtungen Baranetzky's mit den meinen im concreten Falle (Linde) überein.

Sowohl im Bereiche der Anisotropie als der Anisomorphie[1] tritt uns häufig die principiell wichtige Thatsache entgegen, dass ein bestimmtes morphologisches Verhältnis sich entweder als ein erblich festgehaltenes oder als ein in der Individualentwickelung unmittelbar hervorgerufenes erweist.

Um ein Beispiel vorzuführen, greife ich auf die hier schon mehrfach genannte *Goldfussia anisophylla* zurück. Ich habe in meiner Abhandlung über Anisophyllie aus dem Jahre 1868 (Diese Berichte, Bd. 58), in welcher ich den Begriff der Anisophyllie formulierte, schon hervorgehoben, dass man zwischen habitueller und unmittelbar durch die Lage hervorgerufener Anisophyllie unterscheiden muss. *Goldfussia anisophylla* führte ich damals neben anderen Pflanzen als Beispiel habitueller Anisophyllie an und legte die unmittelbar durch den Einfluss der Lage hervorgerufene Anisophyllie durch zahlreiche Beispiele dar. Ich zeigte, dass man durch Lageänderungen an *Goldfussia anisophylla* eine gewisse kleine Abänderung im Größenverhältnisse der oberen und der unteren Blätter der Sprosse hervorrufen könne, aber die Anisophyllie nicht aufheben kann, da sie erblich festgehalten ist. Später habe ich in den ternifoliaten Gardenien einen Fall namhaft gemacht, welcher

[1] Wiesner, Die Anisomorphie der Pflanze. Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. Wiss. Bd. CI (1892).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

absolut keine Änderung im Größenverhältnisse der ungleichen Blätter des anisophyllen Sprosses zulässt. Dies ist also ein extremer Fall, dem ich als anderes Extrem *Eupatorium adenophorum* gegenüberstelle, in welchem durch Beleuchtung allein schon Anisophyllie in der Ontogenese hervorgerufen werden kann. Dies sind die Extreme, zwischen welchen sich die gewöhnlichen Fälle bewegen.

Als weiteres einleuchtendes Beispiel führe ich die Hypotrophie des Holzes der Fichte an. Der Holzkörper des Hauptstammes entwickelt sich unter normalen Verhältnissen isotroph, d. h. der Querschnitt des Holzkörpers ist regelmäßig. Hingegen theilen die Seitensprosse der Fichte mit allen Coniferen die Eigenschaft, dass ihre Holzkörper sich hypotroph entwickeln, d. h. dass die Unterseite des Holzkörpers stärker als die Oberseite entwickelt ist. Diese Hypotrophie ist eine ererbte, also angeborene Eigenschaft, welche sich in der Ontogenese durch Lageänderungen nicht oder nur in geringem Maße aufheben lässt. Hingegen kann man den Holzkörper des Hauptstammes, indem man denselben Jahre hindurch in horizontaler Zwangslage belässt, in seinem geneigten Theile vollständig hypotroph machen.[1]

Es ließen sich noch zahlreiche weitere Beispiele anführen. Die beiden vorgeführten genügen aber, um meine später näher zu entwickelnde Ansicht zu veranschaulichen, dass ein und dasselbe morphologische Verhältnis entweder angeboren erscheint oder sich als eine directe Folge äußerer Einflüsse kundgibt. Um es kurz zu sagen: diese morphologischen Verhältnisse sind entweder ererbt oder unmittelbar erworben. Auf unser Beispiel angewandt: die Anisophyllie ist entweder ererbt oder erworben, ein gleiches gilt für die Hypotrophie des Holzkörpers.

Es sei hier erlaubt einzuschalten, dass es nach unseren Anschauungen höchst plausibel erscheint, dass dieselben Ursachen, welche die Anisophyllie oder die Hypotrophie des

[1] J. Wiesner, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachsthum des Holzkörpers der Fichte. Berichte der Deutschen bot. Ges., Bd. XIV (1896).

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Holzes in der Ontogenese bedingen, auch diejenigen sind, welche die ererbte Anisophyllie, beziehungsweise Hypotrophie hervorgerufen haben, dass wir es also z. B. in der habituellen Anisophyllie an *Goldfussia anisophylla* und der ternifoliaten Gardenien mit einer Erscheinung der Vererbung erworbener Eigenschaften zu thun haben.

Die Epinastie ist nun eine ähnliche morphologische Erscheinung wie die Anisophyllie oder Hypotrophie. Sie tritt uns als verstärktes Längenwachsthum der morphologischen Oberseite eines Organes entgegen, während die Hypotrophie des Holzes sich als verstärktes Dickenwachsthum des Holzkörpers an der morphologischen Unterseite kundgibt und die Anisophyllie die verstärkte (voluminösere) Laubbildung auf der Unterseite oder, allgemein gesagt, an der morphologischen Außenseite eines geneigten Organes ist.

Wenn ich von dem hier entwickelten Gesichtspunkte die Epinastie der Sprosse betrachte, so komme ich zu dem Resultate, dass dieselbe in der Regel angeboren (ererbt) ist. Dies gilt in erster Linie nach meinen reichen Erfahrungen für all' die zahllosen Gewächse, deren Verzweigung, wie die der Linde, Ulme, Fichte, Tanne, eine amphitrophe ist. Ich werde weiter unten auf den morphologisch-physiologischen Charakter der amphitrophen Gewächse näher eingehen. Für die Gewächse mit hypotropher *(Populus pyramidalis)* oder epitropher Verzweigung *(Tamarix)* hat die Epinastie nur eine untergeordnete Bedeutung, weil hier die Äste und Zweige, mehr dem negativen Geotropismus folgend, die Tendenz zu verticaler Aufrichtung besitzen, während bei den amphitrophen Gewächsen die Tendenz der Zweige zur horizontalen Lage vorhanden ist. Doch lässt sich diesbezüglich keine scharfe Grenze ziehen, da die genannten drei Verzweigungstypen mannigfaltig ineinander übergehen.

Während also bei den amphitroph sich verzweigenden Gewächsen die Epinastie in der Regel angeboren ist, kann sie bei epitroph und hypotroph sich verzweigenden in der Ontogenese hervortreten und dadurch ist nach meiner Ansicht der Anstoß gegeben, dass Gewächse mit epi- oder hypotropher

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Verzweigung in solche mit ampitropher Verzweigung übergehen.

Fälle von (in der Individualentwickelung) erworbener Epinastie erblicke ich überall dort, wo Gipfelsprosse den Charakter von Seitensprossen annehmen, was Baranetzky zunächst an Gipfeltrieben von *Prunus Padus* constatiert hat. In Bezug auf *Prunus Padus* sagt der Autor:[1] »Sehr interessant ist das Verhalten der Gipfelsprosse eines in horizontale Lage gebrachten Stammes. Dieser Gipfelspross fängt sogleich an, sich aufwärts zu krümmen, wobei seine Spitze manchmal eine fast verticale Lage annimmt, meistens aber nur einen Winkel von etwa 50 bis 60° mit dem Horizonte bildet. Solche Lage behält die Spitze selbst des Triebes im Laufe der ganzen Zeit, als dessen Entwickelung fortdauert; mit dem weiteren Wachsthum der Internodien vermindert sich aber, wie in allen übrigen Fällen, ihre Krümmung wieder und, indem der entwickelte Theil des Triebes sich mehr oder weniger gerade streckt, bleibt er definitiv unter einem Winkel von etwa 30 bis 40° zum Horizonte gerichtet. Somit verhält sich der Gipfeltrieb eines Stammes, nachdem er einmal in horizontale Lage gebracht wurde, nun in ganz gleicher Weise wie alle Seitentriebe und ist nicht imstande, die verticale Lage wieder anzunehmen.« Die Analogie mit dem Hypotrophwerden des Holzkörpers eines horizontal gelegten Fichtengipfels, welche ich vorher (S. 789) darlegte, ist wohl augenfällig: in beiden Fällen nimmt der Hauptspross den Charakter der Seitensprosse an. Das Zurückgehen der stark aufgerichteten Sprosse in die stark geneigte Lage, kann nur auf Epinastie beruhen; diese Epinastie ist aber hier keine ererbte, sondern eine erworbene.

Ähnliche Beobachtungen wie an *Prunus Padus* machte Baranetzky auch an *Acer platanoides*, *Aesculus Hippocastanum* und *Fraxinus excelsior*.[2]

Die Richtungsverhältnisse der Sprosse bei amphitropher Verzweigung. Die amphitrophe Verzweigung ist

[1] L. c., S. 168.

[2] L. c., S. 178 und 179.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

dadurch ausgezeichnet, dass die Seitensprosse an den Flanken der Muttersprosse erscheinen. Diese Form der Verzweigung ist entweder angeboren oder erworben.[1] Ich habe hier nur die erstere im Auge, bei welcher auch die Epinastie angeboren ist. Diese Art der amphitrophen Verzweigung ist im Pflanzenreiche, zumal unter den Holzgewächsen, sehr verbreitet. Von Laubhölzern mit amphitropher Verzweigung nenne ich als Hauptrepräsentanten die Tiliaceen, Ulmaceen, Cupuliferen und Amentaceen, unter den Coniferen Fichte, Tanne, Eibe, Gingko.

Die amphitrophe Verzweigung hat sichtlich den Zweck, das Laub der Seitenäste bei freiem Stande der betreffenden Gewächse dem Oberlichte, bei einseitiger Beleuchtung dem Vorderlichte zuzuführen, also stets die zweckmäßigsten Beleuchtungsverhältnisse der Blätter zu bedingen.

Mit amphitropher Verzweigung geht eine Reihe anderer morphologischen Eigenthümlichkeiten Hand in Hand, die sich vielleicht auch gegenseitig bedingen, jedenfalls aber in Correlation stehen.

Mit der amphitrophen Blatt-, Knospen- und Sprossenanordnung stehen folgende Eigenthümlichkeiten der Sprosse im Verbande:

1. Das junge Sprossende hat die Tendenz zur vitalen Lastkrümmung. Hierüber ist bereits im zweiten Abschnitte das nöthigste gesagt worden.

2. Die sich amphitroph verzweigenden Sprosse sind bei gewöhnlicher Lage schon infolge der Epinastie dorsiventral. Die Epinastie bedingt eben einen symmetrischen Geotropismus,[2] indem die an sich stärkere Wachsthumsfähigkeit der morphologischen Oberseite des Sprosses dem Geotropismus entgegenwirkt. Bei Umkehrung des Sprosses kommt der Geotropismus zur verstärkten Wirkung, wodurch der dorsiventrale Charakter abgeschwächt wird, indem die Tendenz zur verticalen Aufrichtung eintritt.

---

[1] Wiesner, Anisomorphie, l. c., S. 691 bis 694; ferner Wiesner, Ber. d. Deutschen bot. Ges., Bd. XIII (1895), S. 485.

[2] Wiesner, Bot. Zeitung, 1889, S. 661.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

3. Viele amphitroph sich verzweigende Holzgewächse sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre den Zweig abschließende Terminalknospe verkümmert oder geradezu abgeworfen wird, wie bei Ulmen und Linden. Es tritt dann an die Stelle der Terminalknospe die jüngste Axillarknospe und es wird hiedurch der Spross partiell sympodial.[1] Da die amphitrophe Verzweigung dem Ziele zustrebt, die Sprosse horizontal oder stark geneigt gegen die Verticale zu machen, so wird man in dieser Verkümmerung oder Beseitigung der Terminalknospen auch eine dem Zwecke der amphitrophen Verzweigung förderliche Einrichtung zu erblicken haben. Es sind ja die aus den Terminalknospen sich entwickelnden Triebe diejenigen, welche in höherem Maße als die Axillarknospen das Bestreben zur verticalen Aufrichtung haben. Diese Aufrichtung soll aber bei amphitropher Verzweigung möglichst hintangehalten werden.

Aufrichtung eines Wirteltriebes der Fichte nach Beseitigung des Haupttriebes. Ich komme hier zu einer höchst auffälligen, oft beobachteten Erscheinung, die von Sachs[2] am genauesten studiert wurde. Geht der Gipfeltrieb der Fichte (ein gleiches gilt für die Tanne und wohl für alle Coniferen mit amphitropher Verzweigung) zugrunde, erfriert derselbe beispielsweise oder wird er weggeschnitten, so erhebt sich einer der Triebe des obersten Scheinwirtels der Zweige und substituiert den verloren gegangenen Hauptspross. Sachs hat darauf hingewiesen, dass es der am kräftigsten wachsende Wirtelspross ist, welcher den Hauptspross substituiert. Sachs erblickt hierin eine Wachsthumscorrelation. Auch Baranetzky[3] beschäftigt sich mit dieser Erscheinung und sagt: »Ist der Stammgipfel verloren gegangen, so erhalten bekanntermeise die nächsten Äste gewisse physiologische Eigenschaften des Hauptstammes, wie z. B. die erhöhte Wachsthumsfähigkeit und zugleich möglicherweise auch eine größere geotropische Empfindlichkeit.«

---

[1] Wiesner, Biologie, 2. Aufl., 1902, S. 68,

[2] Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig, 1882, S. 612.

[3] L. c., S. 213.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ich glaube, dass diese bisher nicht erklärte Erscheinung unter den in dieser Abhandlung entwickelten auf thatsächlichen Beobachtungen beruhenden Anschauungen an Klarheit gewinnt, da sie nunmehr auf nähere Ursachen zurückgeführt werden kann. Ich habe schon oben, hauptsächlich mit Rücksicht auf meine an der Ulme angestellten Beobachtungen dargelegt, dass bei übermäßiger Ernährung mit aufs äußerste gesteigerter Wachsthumsintensität die Epinastie erlischt und der negative Geotropismus zur vollen Geltung gelangt, da er keine Gegenwirkung erfährt. Wenn nun der Gipfel der Tanne beseitigt wird, so fließen die für diesen bestimmten Reservestoffe den obersten Wirtelsprossen zu. Diese werden über das normale Maß hinaus ernährt und es sinkt infolge dessen die Epinastie. Der schon durch die verstärkte Wachsthumsintensität gesteigerte Geotropismus der Wirtelsprosse erfährt ohne Epinastie keine Gegenwirkung und diese können sich erheben. Erfahrungsgemäß wachsen diese Wirtelsprosse mit ungleicher Intensität. Es ist dann, wie schon bemerkt, immer der am kräftigsten wachsende Seitenspross des Scheinwirtels, welcher sich am stärksten erhebt und den Hauptspross fortsetzt.

Ein Räthsel steckt aber doch noch in der hier besprochenen Erscheinung. Meine Beobachtungen beziehen sich auf einjährige Triebe, welche noch im Längenwachsthum begriffen sind und rücksichtlich dieser ist die gegebene Erklärung wie ich glaube ausreichend. Nach Sachs (l. c.) soll aber die Aufrichtung der Triebe auch im zweiten oder sogar erst im dritten Jahre nach der Entfernung des Gipfeltriebes erfolgen. Wenn die zwei-, beziehungsweise dreijährigen Triebe sich noch im Längenwachsthume befinden, so ist die Sache klar, denn dann kann noch geotropische Aufrichtungen erfolgen. Es ist aber unwahrscheinlich, dass das Längenwachsthum der Triebe noch im zweiten oder dritten Jahre sich fortsetzen sollte. Wenn dieses Längenwachsthum aber nicht auf so weite Zeiträume sich ausdehnt, so müsste angenommen werden, dass Geotropismus auch an ausgewachsenen Sprossen noch stattfinden könnte, was aber nach meinen weiter unten folgenden Beobachtungen unwahrscheinlich ist. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass anderweitige uns noch unbekannte Ursachen die Erhebung

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

der ausgewachsenen Wirtelsprosse bedingen. Das sind also offene Fragen, deren Lösung noch zu erwarten steht.

Die Substitution der Gipfelsprosse der Fichte durch einen tiefer stehenden Wirtelspross ist im Grunde genommen dieselbe Erscheinung, welche die stark ernährten Lohdentriebe der Ulme darbieten, die ja auch infolge mangelnder Epinastie sich aufrichten. Ähnliche Erscheinungen kommen bei amphitrophen Gewächsen häufig vor. Wird eine Hecke von Hainbuchen *(Carpinus Betulus)* gestutzt, so sieht man die kräftig wachsenden, an den Aststumpfen zur Entwickelung gelangenden Sprosse sich aufrichten.

Geotropische Erhebung von Sprossen amphitropher Gewächse vor Erlöschen des Längenwachsthums. An Coniferen mit amphitropher Verzweigung kann man nicht selten die Beobachtung machen, dass an der Basis eines Jahrestriebes eine geotropische Erhebung stattfindet. Am schönsten habe ich diese Erscheinung an *Araucaria excelsa* beobachtet. Wenn diese Conifere bei uns auch nicht, wie Tanne oder Fichte, förmliche Jahrestriebe ausbildet, so ist doch eine gewisse Periodicität des Wachsens an derselben wahrzunehmen, welche sich in einer wellenförmigen Gestalt der Seitensprosse zu erkennen gibt. Dieselbe kommt dadurch zustande, dass vor Erlöschen des Längenwachsthum eines Sprosstheiles derselbe sich an seiner Basis merklich geotropisch erhebt. Der nachwachsende Sprosstheil unterliegt demselben Schicksale, wodurch einerseits unter Mitwirkung der Epinastie, welche im jungen Sprosstheile stets sehr deutlich ausgebildet ist und diesen Sprosstheil nach abwärts krümmt, anderseits unter der Wirkung des Zweiggewichtes die früher genannte wellenförmige Krümmung der Seitensprosse dieser Conifere zustande kommt.

Die locale geotropische Aufrichtung wird dadurch hervorgebracht, dass vor Erlöschen des Längenwachsthums der Sprosse deren Epinastie aufhört. Der geotropischen Erhebung tritt keine Gegenwirkung entgegen und sie kann zur Geltung gelangen.

Hier scheint es mir angezeigt, auf Baranetzky's Angabe zurückzukommen, dass auch nach Beendigung des

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Längenwachsthums, ja auch noch an zwei- bis dreijährigen Ästen Geotropismus stattfinden könne (l. c., S. 213). Zunächst stellte ich Beobachtungen an *Araucaria excelsa* an. Es ergab sich, dass die geotropische Erhebung immer nur eintrat, wenn in dem betreffenden Sprosstheile noch Längenwachsthum stattfand. An vollkommen ausgewachsenen Sprosstheilen konnte ich keine geotropische Hebung beobachten. Meine mit Fichten und Ulmen angestellten Beobachtungen ergaben durchwegs ein negatives Resultat. Zahlreiche Versuche habe ich mit *Philadelphus coronarius* angestellt. Ich überzeugte mich, dass nach Erlöschen des Längenwachsthums der Geotropismus nicht mehr nachweislich ist. Einjährige Triebe dieses Strauches, welche noch im Längenwachsthum begriffen waren und solche, welche, obwohl geotropisch gekrümmt, schon ihr Längenwachsthum eingestellt hatten, wurden, nachdem an den ersteren geotropische Krümmung hervorgerufen wurde, auf den Klinostaten gebracht und tagelang unter günstigen Vegetationsbedingungen in Rotation erhalten. Die geotropisch gekrümmten ausgewachsenen Triebe, beziehungsweise die in Krümmung befindlichen ausgewachsenen Internodien ließen am Klinostaten keinen Ausgleich der geotropischen Nutation erkennen. Hingegen wurden die noch im Wachsthume begriffenen geotropisch gekrümmten Sprosse am Klinostaten gerade. Die jüngsten Internodien der *Philadelphus*-Sprosse krümmen sich stets an der Oberseite convex, sind also epinastisch.

Es ist mir trotz oftmaliger Wiederholung des Versuches nicht gelungen, an *Philadelphus* das zu sehen, was Baranetzky angibt: dass nämlich der geotropisch gekrümmte Spross am Klinostaten seine Krümmung in die entgegengesetzte umwandelt, ein Process, der sich mehrmals wiederholen soll, bis schließlich Geradstreckung eintritt.

Auch mit *Deutzia scabra*, welche auffallend stark epinastisch ist, habe ich zahlreiche Versuche angestellt. Es lässt sich auffallend starke Epinastie nachweisen, wenn man die Sprosse horizontal und mit der morphologischen Unterseite nach oben aufstellt. So orientierte Sprosse krümmen sich aufwärts und über die Verticale hinaus so stark gegen das basale Stammende zu, dass an der Existenz der Epinastie, welche, wie man gerade

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

hier deutlich sieht, ererbt ist, nämlich stets an die morphologische Oberseite geknüpft ist, nicht gezweifelt werden kann.

Am Rotationsapparate tritt die Epinastie gleichfalls mit großer Schärfe hervor: immer und immer ist es die morphologische Oberseite, welche am Klinostaten convex wird. Diese Krümmung kann nicht als Folge einer vorhergegangenen geotropischen Krümmung angesehen werden, denn vollkommen gerade Sprosse, welche auf den Klinostaten gebracht werden, krümmten sich im Sinne der Epinastie, also stets auf der morphologischen Oberseite. Mit der fortschreitenden Sprossentwickelung sinkt auch hier die Epinastie, was am Klinostaten sich darin zeigt, dass die epinastische Krümmung geringer wird. Eine Umwandlung der epinastischen Krümmung in eine umgekehrte, also in eine hyponastische, wie Baranetzky angibt, habe ich nicht beobachtet. Wohl aber kommt es nicht selten vor, dass die Krümmung nicht ausgeglichen wird, sondern eine schwache epinastische Krümmung noch zurückbleibt, wenn die betreffenden Internodien schon ausgewachsen sind. Es erlischt aber häufig das Wachsthum der Internodien, bevor noch die Epinastie ausgeglichen ist. Dass ein Überschuss an Epinastie auch an den im normalen Verbande befindlichen Sprossen vorhanden ist, womit ich sagen will, dass die Epinastie so weit überwiegt, dass sie den der geotropischen Gegenwirkung unterworfenen Spross nicht gerade streckt, sondern etwas nach oben convex erhält, lässt sich an manchen Holzgewächsen deutlich sehen, z. B. an *Deutzia scabra* und *Ribes aureum*.

Es ist mir, wie schon erwähnt, niemals gelungen, an Sprossen von Holzgewächsen eine klar ausgeprägte hyponastische Krümmung wahrzunehmen. Ich muss deshalb an der Ansicht festhalten, dass die natürliche Lage der Seitensprosse der Holzgewächse lediglich auf dem Zusammenwirken von negativem Geotropismus und Epinastie beruht.

Eine hyponastische Wirkung hätte nur den Zweck, den negativen Geotropismus der Sprosse zu verstärken, und wäre dort vorauszusetzen, wo die Sprosse, wie etwa bei den Pyramidenbäumen, fast vertical sich erheben. Aber ich konnte

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

auch bei *Populus pyramidalis* nichts von Hyponastie entdecken. Es sind indess die Sprosse so stark geotropisch, dass sich schon hieraus ihre Aufrichtung erklärt. Epinastie ist an den Sprossen des Baumes nicht deutlich nachweislich. Sie ist wohl nur in schwachem Grade vorhanden und kann keinen großen Einfluss gewinnen, wie ja die natürliche Lage der Sprosse zeigt.

In einem gewissen Sinne kann man die Gegenwart von Hyponastie beim Längenwachsthum der Sprosse von Holzgewächsen annehmen, nämlich bei der Geradstreckung epinastischer Triebe, welche unter Ausschluss der geotropischen Gegenwirkung erfolgt, also beispielsweise bei der Geradstreckung epinastischer Sprosse am Klinostaten. Indem die Epinastie in Isonastie übergeht, muss eine relative Zunahme des Wachsthums an der Unterseite des Sprosses stattfinden. Will man diese Krümmung des Längenwachsthums Hyponastie nennen, so hätte dies ja eine gewisse Berechtigung; aber in diesem Sinne hat man den Begriff der Hyponastie meines Wissens nie gebraucht, vielmehr wurde dieser Begriff immer so weit eingeschränkt, dass man darunter ein ungleichseitiges Längenwachsthum verstand, welches, absolut genommen, an der Unterseite des Organes stärker ist als an der Oberseite, so dass das Organ unter dem Einflusse dieser Hyponastie an seiner Unterseite eine convexe Krümmung annehmen muss. Nur in diesem Sinne wird der Begriff der Hyponastie — und ein gleiches gilt für die Epinastie — anschaulich und brauchbar und, wie schon bemerkt, nur in diesem Sinne wurde derselbe bis jetzt gehandhabt.

Um nicht missverstanden zu werden, muss ich hier hervorheben, dass, wenn ich die Existenz der Hyponastie bei dem Zustandekommen der Zweigrichtung nicht betheiligt finde, ich damit die Existenz derselben durchaus nicht leugne, also nach wie vor das Laubblatt in Jugendzuständen für hyponastisch halte u. s. w.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Die an ausgewachsenen Organen durch natürliche oder künstliche Belastung hervorgerufenen Erscheinungen (todte

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lastkrümmungen) lehren, dass sich dabei die todte und auch die nicht mehr dem Wachsthume unterlegene lebende Substanz so verhält, wie jene festen Körper, welche die neuere Physik als »fließende« bezeichnet.

2. Von der todten ist die vitale Lastkrümmung zu unterscheiden, welche sich an noch im starken Längenwachsthume befindlichen Organen vollzieht. Diese vitalen Lastkrümmungen sind dadurch charakterisiert, dass das sich infolge der Last krümmende Organ auf diese Wirkung durch Wachsthum reagiert, indem dadurch die Krümmung entweder fixiert oder in eine andere Krümmung übergeführt wird.

3. Das Nicken der Blüten von *Convallaria majalis*, von *Symphytum tuberosum* und *Forsythia viridissima* beruht auf vitaler Lastkrümmung, welche während des Aufblühens fixiert wird.

Auch das Nicken der Blütenknospe von *Papaver Rhoeas* ist eine vitale Lastkrümmung, aber complicierter Art. Der durch die Last der Blütenknospe eingeleiteten passiven Krümmung des Blütenstieles folgt eine active, welche aber nicht, wie bisher nach Vöchting's Untersuchungen angenommen wurde, auf positivem Geotropismus, sondern, wie die Klinostatenversuche beweisen, auf Epinastie beruht.

4. Es gibt Blüten und Blütentheile mit ausgesprochen negativem und andere mit ausgesprochen positivem Geotropismus.

5. Die Zweigrichtung wird durch zwei antagonistische Wachsthumsbewegungen hervorgerufen und zwar durch Epinastie und negativen Geotropismus. Der Grad der epinastischen Gegenwirkung bedingt die Neigung der Zweige, welche bei geringer Epinastie fast Null ist, z. B. bei *Populus pyramidalis* oder bei starker Epinastie zur horizontalen Richtung führen kann, z. B. bei Ulmen. Hyponastie in Combination mit negativem Geotropismus konnte in keinem Falle nachgewiesen werden.

6. Die Epinastie steht ihrem Grade nach mit der Wachsthumsstärke in einem bestimmten Verhältnisse. Sie hat nach den hauptsächlich an Bäumen und Sträuchern angestellten Beobachtungen ihr Minimum bei sehr geringer und übermäßig hoher,

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

ihr Maximum bei mittlerer Wachsthumsstärke. Deshalb wachsen sowohl verkümmernde Triebe als auch die übermäßig ernährten Lohdentriebe von Ulmen, Linden etc. vertical nach aufwärts und deshalb erhebt sich nach Entfernung des Gipfeltriebes ein Wirteltrieb der Fichte oder Tanne senkrecht an Stelle des Gipfeltriebes.

7. Die Epinastie stellt sich fast immer als eine vererbte Eigenschaft dar und ist dann immer an die morphologische Oberseite des Sprosses geknüpft. Seltener, z. B. an den Zweigen einiger Holzgewächse, erscheint sie uns als eine in der Individualentwickelung erworbene Eigenschaft.

Die dieser Abhandlung beigegebenen photographischen Tafeln wurden mit den Behelfen des pflanzenphysiologischen Institutes von einem der Assistenten desselben, Herrn Dr. Al. Jenčič, aufgenommen.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafelerklärung.

Tafel I.

Umgekehrt zur Entwickelung gelangte Ulme. Alle stark entwickelten Seitensprosse *(b, b', b'')* sind horizontal, die verkümmernden Sprosse *(a, a')* vertical nach oben gerichtet, da deren geotropischer Aufrichtung keine epinastische Krümmung entgegenwirkte.

Tafel II.

Tanne. Der obere Spross *(a)* stand am Baume in der normalen Lage, der untere *(b)* wurde um 180° gewendet, so dass seine morphologische Unterseite nach oben zu liegen kam. Letzterer gibt hiebei den epinastischen Charakter zu erkennen.

Tafel III.

Vitale Lastkrümmung der Blüten von *Convallaria majalis*. Der blütentragende Stock stand vertical aber umgekehrt auf dem Klinostaten bei Fensterbeleuchtung (Heliotropismus ausgeschlossen). Blütenstandsaxe festgebunden, damit keine geotropische Aufwärtsbewegung erfolge. Die Blütenstiele konnten sich während ihrer Entwickelung frei nach abwärts bewegen. Sie wurden durch die Last der Blüten nach abwärts gekrümmt.

Tafel IV.

Vitale Lastkrümmung der Blüten von *Convallaria majalis*. Ein blütentragender Stock in horizontaler Lage zur Entwickelung gebracht. Blütenstandsaxe theils festgebunden, theils beschwert, um die geotropische Aufwärtskrümmung zu verhindern. Alle Blütenstiele krümmten sich nach abwärts infolge des Gewichtes der Blüten.

Tafel V.

Vitale Lastkrümmung der Blüten von *Symphytum tuberosum*. Ein Exemplar *(A)* entwickelte sich normal, das zweite *(B)*, umgekehrt aufgestellte, am Klinostaten. Bei dieser Aufstellung war es nöthig, durch Beschweren zu verhindern, dass die Blütenstandsaxe sich geotropisch erhebt.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Tafel VI.

Umgekehrt aufgestellt zur Weiterentwickelung gekommene Mohnpflanze. Knospen- *(a)* und Fruchtstiel *(b)* haben sich geotropisch aufgerichtet. Der die Blütenknospe tragende Stiel ist nicht, wie bei normaler Stellung der Pflanze, an seiner morphologischen Oberseite, sondern an seiner morphologischen Unterseite convex geworden.

Tafel VII.

Ein Blütenspross von *Papaver Rhoeas* nach 24stündiger Rotation um horizontale Axe am Klinostaten. Der terminal gestellte Blütenstiel blieb bei der Aufnahme nicht in Ruhe, ist deshalb sehr verschwommen wiedergegeben. Die axillaren Blütenstiele zeigen auffallend epinastische Krümmung.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Digitised by the Harvard University. Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Lichtdruck v. Max Jaffé, Wien.